



THÈSE

Présentée pour l'obtention du titre de
Docteur de l'université de Lorraine
En Géosciences

Présentée et soutenue publiquement par

Antoine VERSINI

Le 16/11/2012

Effet de la manipulation des litières aériennes sur les cycles du C et de N dans les sols en plantation d'*Eucalyptus* au Congo

Directeur de thèse : **Jacques RANGER**

Jury

Rapporteurs

Mme Cornelia RUMPEL, DR, UMR BIOEMCO, INRA Paris-Grignon

M. Stefan HATTENSWILLER, DR, CEF, Montpellier

Examineurs

Mme Sylvie DOUSSET, Pr, LIMOS, Université de Lorraine, Vandœuvre-lès-Nancy

M. Dominique SCHWARTZ, PR, LIVE, Université Louis Pasteur, Strasbourg

M. Jean-de-Dieu NZILA, Dr, ENS CRCRT Brazzaville, Congo

M. Jean-Michel HARMAND, DR, Eco&Sols, CIRAD, Montpellier

M. Jacques RANGER, DR, BEF, INRA, Champenoux

Invités

M. Bernd ZELLER, IR, BEF, INRA, Champenoux

M. Jean-Paul LACLAU, DR, Eco&Sols, CIRAD, São Paulo, Brésil



Résumé

Ces dernières décennies, les plantations à croissance rapide sont apparues comme un moyen de répondre à la demande croissante en produits forestiers ligneux et comme une alternative à l'exploitation des forêts naturelles en zone tropicale. Un enjeu majeur est aujourd'hui de garantir la durabilité de ces plantations souvent installées sur sols pauvres et avec de fortes exportations de biomasse tous les 6-7 ans. Les litières présentes à la surface des sols peuvent jouer un rôle crucial sur la fertilité minérale et organique des sols qui conditionnent la productivité à court et long terme de ces écosystèmes tropicaux.

L'objectif principal de ce travail était de comprendre par quels mécanismes le retrait complet ou l'ajout de litières aériennes influencent le développement de plantations d'*Eucalyptus* au cours des deux premières années. En parallèle de mesures de croissance des arbres, la dynamique de minéralisation d'azote (N) au cours de la décomposition des rémanents a fait l'objet de plusieurs expérimentations. Les flux de nutriments en solution ont été comparés aux stocks initiaux dans les différents compartiments de l'écosystème et à la minéralomasse des arbres à la fin de l'étude. Un bilan de recouvrement de ^{15}N apporté sous forme de rémanents lors de la plantation a été réalisé à l'échelle de la plantation.

L'impact à plus long-terme de la manipulation des litières aériennes sur les stocks de MO du sol a également été évalué. Des analyses de sol (C&N) ainsi qu'un partitionnement complet des sources de CO_2 émis à la surface du sol ont été effectués. La dynamique quantitative et qualitative des flux de MO dissoutes a également fait l'objet d'une attention particulière.

Les résultats montrent que la libération rapide du potassium et celle plus progressive du N contenu dans les litières aériennes expliquent en grande partie les différences de croissance observées entre différents modes de gestion des litières aériennes. Les *Eucalyptus* tirent pleinement profit de ces nutriments libérés avec des pertes par drainage très faibles en raison de la profondeur de ces sols et d'un développement racinaire très rapide à la fois en profondeur et au sein même de l'horizon holorganique. Cette étude a également permis de mettre en évidence le rôle fondamental de la MO de l'horizon 0-15 cm pour la production de nitrates et de MO dissoute. L'utilisation du traceur ^{15}N a montré que N est initialement retenu au sein de l'horizon holorganique probablement par immobilisation microbienne ; transféré de façon simultanée et équilibrée entre les différentes composantes de la litière (feuilles, écorces, branches); puis probablement transportée sous forme de MO particulaire dans l'horizon superficiel du sol par les eaux gravitaires, alimentant ainsi le pool de MO dont dépend la fertilité de ces sols. La présence de litière aérienne permet de maintenir les stocks de MO du sol après la coupe rase alors que son retrait entraîne une baisse des stocks de MO du sol en début de rotation mais qui semble être compensée par la suite par des apports de chutes de litière. L'apport de litière aérienne entraîne une augmentation de la MO dissoute dans les 15 premiers cm du sol qui reste négligeable face aux stocks de MO de ces sols et qui interagit peu avec cette dernière. Malgré la reconstitution rapide du pool de MO du sol, certains nutriments pourraient limiter la productivité de ces plantations après plusieurs rotations suite à l'exportation répétée de biomasse. En conséquence, la rétention des rémanents doit être optimisée et l'exportation de biomasse ligneuse compensée par l'apport de fertilisants, la pratique du brûlage doit être prohibée et les feux sauvages évités.

Mots clés Litière, plantation d'*Eucalyptus*, sols tropicaux, Congo, matière organique, carbone, azote, nutriments, marquage isotopique ^{15}N , décomposition, minéralisation, solutions

Abstract

In the last decades, fast-growing plantations have emerged as an important option to supply a growing share of the increasing demand for woody forest products and as an alternative to reduce the pressure on tropical rainforests. A major stake is nowadays to ensure the sustainability of these plantations often established on poor soils with large amounts of biomass exported every 6-7 years. Aboveground litters may play a crucial role on the mineral and the organic soil fertility which drive short- and long-term productivity in these tropical ecosystems.

The main objective of our study was to identify the mechanisms involved in the *Eucalyptus* growth response to aboveground litter removal or addition over the two first years after planting. Apart from measurements of tree growth, the dynamic of nitrogen (N) mineralization in decomposing harvest residues has been studied in several experiments. Nutrient fluxes in soil solutions were compared to nutrient stocks initially contained in ecosystem compartments and to nutrient content within trees at age two years. A complete recovery budget of ^{15}N brought within residues at the harvest was made at the stand scale. The long-term impact of aboveground litter manipulations on soil OM stocks was also assessed. Standard soil analyses (C&N) as well as a complete partitioning of soil CO_2 efflux were carried out. The qualitative and quantitative dynamics of dissolved OM received special attention.

The results show that the rapid release of potassium and the more progressive release of N contained in aboveground litter largely explain tree growth differences observed among OM management treatments. *Eucalyptus* tree considerably benefit from the nutrient released throughout litter decomposition since losses by deep drainage were very low as a consequence of soil depth and of the very fast development of roots both in the deep soil layers and in the organic layer. Our study also highlighted the large contribution of the topsoil OM (0-15 cm) for the production of nitrate and dissolved OM in gravitational soil solutions. The use of ^{15}N labelling demonstrated that N is initially retained within the organic layer probably by microbial immobilization; transferred in simultaneous and balanced ways between organic residues components (leaves, barks and branches); and finally transported in particulate OM toward the mineral topsoil layer by gravitational water, supplying thus the soil OM pool on which the soil fertility relies. The retention of aboveground litter contributed to maintain soil OM stocks after the clear-cutting while its removal led to an initial decrease in soil OM stocks at the beginning of the rotation, which seemed to be balanced thereafter by litterfall inputs. The addition of litter led to an increase in dissolved OM fluxes in the first 15 centimeters of the soil profile which remained insignificant in comparison with soil OM stocks and exhibited low interactions with soil OM. Despite the rapid recovery of the soil OM pool, some nutrients might limit the productivity of these plantations after several rotations, as a result of repeated biomass exportation. Consequently, the retention of organic residues at the harvest should be optimized and the exportation of woody biomass must be compensated by fertiliser addition, burning of organic residues must be prohibited and wild fires prevented.

Key words Litter, *Eucalyptus* plantation, tropical soils, Congo, organic matter, carbon, nitrogen, nutrients, isotopic labelling ^{15}N , decomposition, mineralization, solutions

Remerciements

Cette thèse est le résultat de trois années de travaux de terrain au Congo et d'une quatrième année de traitements de données et de rédaction passée à Nancy. Cette dernière année a été très riche, ayant par ailleurs eu l'opportunité d'assurer la responsabilité d'un module traitant des flux d'éléments et de matières dans les écosystèmes terrestres à la faculté de Lorraine en tant qu'ATER à mi-temps. Dès le départ de la thèse, l'ambition d'appréhender le fonctionnement des plantations congolaises dans leur ensemble nous a conduit à multiplier les mesures de terrain sur les différentes composantes de l'écosystème afin de ne rien laisser au hasard. La crise de 2008 a eu un impact économique majeur sur notre partenaire industriel EFC, retardant de plusieurs mois la plantation de notre parcelle expérimentale et affectant le déroulement de nos travaux sur le terrain. La spécificité des conditions de travail dans un pays comme le Congo, constitue l'une des raisons pour lesquels des activités de recherche restent un défi dans la plupart des pays en voie de développement. Toutefois, l'objectif d'accumuler deux années complètes de mesures à partir de la replantation a été rempli, se traduisant par la suite par un grand nombre d'échantillons analysés dans différents laboratoires français. Malgré les difficultés, ces trois années congolaises resteront à mes yeux une aventure unique tant d'un point de vue professionnel qu'humain. Je dois enfin indiquer que ce travail de thèse est le fruit de l'implication commune des unités de recherche BEF de l'INRA et de la composante CIRAD de l'unité Eco&Sols au sein du CRDPI. Cette collaboration qui dure depuis 15 ans, a évidemment été d'une richesse incroyable pour le jeune chercheur que je suis.

En espérant que ces éléments de contexte favorisent l'indulgence des lecteurs face à la longueur des remerciements à venir.

En premier lieu, je voudrais tout naturellement remercier mes trois principaux encadrants de thèse, Jacques Ranger, Jean-Paul Laclau et Bernd Zeller, pour avoir accepté de me confier ce travail et pour la qualité de leur encadrement. Et puisque l'élaboration du sujet de cette thèse a fait l'objet d'une réflexion commune, je voudrais par la même occasion remercier Jean-Pierre Bouillet, Laurent Saint-André, Yann Nouvellon et Philippe Deleporte. Tous ensemble, ils ont su me transmettre l'intérêt qu'ils portent depuis plusieurs années déjà à l'étude du fonctionnement des plantations

d'*Eucalyptus* au Congo. La plupart d'entre eux y ont d'ailleurs vécu, travaillé au CRDPI et sur le site de Kondi, impossible donc d'ignorer leur héritage, scientifique comme moral. Intimidante au départ, je veux croire que cette filiation a favorisé l'émergence du respect et de l'amitié au-delà du cadre professionnel. Plus particulièrement, j'aimerais remercier Jacques et Bernd pour leur accueil chaleureux à Nancy, ce qui n'est pas rien pour le sudiste, congolais de surcroît, que je suis ! Jacques et Jean-Paul pour la gestion des dossiers administratifs, toujours "éprouvés". D'une façon générale, mes encadrants ont toujours su être disponibles malgré leur charge de travail et la distance qui nous séparait.

Du Congo...

Je salue les directeurs successifs du CRDPI, Yves Nouvellet et Philippe Vigneron, ainsi que le directeur adjoint du CRDPI, Aubin Saya, pour m'avoir accueilli et facilité tant qu'il se pouvait mon travail sur place.

Un grand merci à Louis Mareschal, chercheur CIRAD et responsable de l'unité Plante et Milieu du CRDPI. Premiers pas au Congo ensemble et première aventure mécanisée, ces souvenirs resteront pour toujours gravés dans ma mémoire. Tu sais que cette thèse te doit beaucoup, nous avons toujours travaillé main dans la main, ton appui et tes conseils m'ont été terriblement utiles. Trouve dans cet hommage la manifestation de ma plus profonde amitié.

Je tiens à remercier tout particulièrement l'ensemble de l'équipe Plante et Milieu qui fait un travail formidable au vu des conditions sur place: *Mama-nkazi* Jean-Claude Mazoumbou, Antoine Kinana, *Bakala* Tiburce Matsoumbou, Sylvain Ngoyi, *Leki* Alpiche Diamesso, André Nzulu *na sniper* et Benjamin Tchikaya. Je n'oublierai jamais que vous avez donné le meilleur de vous-même durant ces trois années de terrain pour que les résultats soient au rendez-vous. Vous avez acquis avec le temps et parfois au prix de sacrifices un savoir faire exemplaire. Je vous souhaite beaucoup de réussite pour la suite.

Je salue bien évidemment tous les autres amis et collègues du CRDPI : Armel Thongo M'Bou, Agnès de Grandcourt, Lydie-Stella Koutika, *Papé* François Mankessi, Ya Hugues Gomat, Fanny Bikindou, Dany Ossebi, seconde classe Maurice Kanga, Mère Julienne, le vieux Charles Moanda, *Munzadi* Celestin Koli, Régis Yembe, Garel Makouanzi, Gerda Mpassi, Chris Ulrich Mayinguidi, Lola Mazandou, Tante Alphonsine, Guy Kazotti, Séraphin Nzomanbou, Georges Walter Mangoumbou.

Une salutation amicale aux gardiens du CRDPI : Gabriel Macaye, Charles, l'homonyme Antoine, Séraphin, Alphonse, Etienne, avec une mention toute particulière à Félix et papa Fidèle pour leur implication professionnelle et leurs qualités humaines.

Merci aux gardiens de Kondi pour leur vigilance bien que relative, leur aide régulière et leur bonne humeur : Matondo, Rodrigues, Walmar, Makambo et le jeune Urbain.

Merci à ceux qu'on appelle "les arbres" à Pointe-Noire, tous ces *mindele* qui furent à la fois des collègues, compagnons de Primus et colocataires: Blandine Caquet, Joël Polidori, Joseph Levillain, Sabrina Coste, Gaël Sola, Alice Rouault-Reillon, François Allal, Charlotte Grossiord et Blandine Geneste.

Je salue bien amicalement tous ceux qui ont su me faire oublier que la terre natale était loin: les "CCF", "IST" et autres "tortues de Renatura", tout particulièrement Corentin Blanco, *Papa Bonheur* Manu Adell, Karine & Phéno, Thibaut Dufour, Lionnel Boussi, Kiwi Bjarnason, Nathalie Breheret, Giveley et Guichel.

Enfin, le Congo pour moi, c'est avant tout et pour toujours, l'effluve délicieuse du *saka na madeso* de Mère Antou, la voix rassurante de tonton Marcel, le *doremi* du vieux Mabiala, les gestes parlant du vieux Missamou, les pagnes des tantines Mazoumbou et Matsoumbou, la timidité ravissante de Gabri, la fougue de mes petit-frères Michak et Marcet, le sourire éclatant de Maître Mera, les esprits tingalisés et autres singes habillés de la brasserie internationale de Kondi, la douceur de Mère Marianne et la gentillesse de ya Mas, la beauté angélique des filles de l'oncle, les *zebi lembe* de Walmar et Makambo, les pates au feu de bois de *Malinga*, la pétanque dominicale entres *Bakala*, le maillot barcelonais de ya Freddy, le regard profond de mon *Leki*...

Kilengi ya bwala, matondo mingi na dikanda ya nene ya bwala Mpaka-Kondi, beto ke kintwadi!

... à la France !

Ma dernière année de thèse s'est pour l'essentiel déroulée à Nancy, entre l'unité BEF de l'INRA et l'université des sciences de Lorraine. Je tiens à remercier tout particulièrement Delphine Derrien pour la richesse de nos discussions et son appui en modélisation. Je dois beaucoup à Daniel Epron qui m'a largement guidé sur les aspects "carbone" de ma thèse, je le remercie amicalement pour son aide et la confiance dont il m'a honoré en me confiant une part de ses cours à l'université. Un grand merci également à Gilles Nourrisson, Séverine Bienaimé, Louissette Gelhaye et Marie-Clotilde Maintenant pour avoir assuré une part considérable des analyses de cette thèse. Je tiens à saluer l'ensemble de l'unité BEF pour le formidable accueil qu'ils m'ont réservé et l'aide qu'ils m'ont apportée: Gérôme Demaison, Benoit Pollier, Pascal Bonnaud ainsi que l'ensemble des doctorants, post-doctorants et stagiaires du BEF dont Pierre-Joseph Hatton, Nicolas Botinelli, Gregory Van der Heijden, Emeline Lequy et Julien Sainte-Marie.

Je remercie également Jean-Luc Chotte pour m'avoir régulièrement accueilli dans les murs montpellierains d'Eco&Sols. Un très grand merci à Martine Bourcier puis à Hélène Guillemain, secrétaires très efficaces de l'unité pour le CIRAD. Je salue Jean-Michel Harmand, Marc Pansu, Didier Brunet, Claire Marsden, Dominique Masse, Agnès Robin ainsi que mon cousin lozérien Christophe Jourdan pour les discussions que nous avons eues ou pour l'aide qu'ils ont su m'apporter. Merci également à Karine Alary et Naema Bouarfa du CIRAD-AMI pour les analyses.

J'embrasse affectueusement toute ma famille pour m'avoir soutenu durant ces quatre années. Ils m'ont fait grandir dans l'ouverture et la tolérance, je suis très heureux de leur avoir fait partager à mon tour une part de ma vie au Congo. Maman, papa et Béatrice, Agathe et Guilhem, je vous aime. Mes grands-parents maternels Joël et Marguerite à qui je dois ma passion pour les plantes et d'une certaine façon l'ambition que fut cette thèse pour moi. Je salue mes défunts grands-parents Marc et Louise, j'espère qu'ils sont fiers de moi là où ils sont. Et puis, des vallées lozériennes aux montagnes de la Corse, tous ceux qui m'ont précédé, à qui je pense souvent et qui font de moi ce que je suis.

A Yann, Dove, Guls, Mauls, Manu et l'ensemble de mes Jacou-beacher, nous avons grandi ensemble et ce qui nous lie est impérissable. Je salue mes amis des années fac toujours là pour boire un coup et refaire le monde, ceux de Clapiers toujours au rendez-vous pour pétanquer, *u miu cughjinu corsu* Anthony.

Enfin, merci à Claire pour sa compréhension, sa patience et son amour.

SOMMAIRE

Résumé	3
Abstract	4
Remerciements	5
Sommaire	10
Introduction	12
<i>La situation des forêts dans le monde et dans les régions tropicales</i>	12
<i>Le développement des plantations forestières</i>	16
<i>La problématique de la durabilité des plantations</i>	20
<i>La gestion de la matière organique au centre de la durabilité des plantations</i>	22
<i>Les plantations d'Eucalyptus au Congo : un cas d'école</i>	31
<i>Objectifs récapitulés de la thèse</i>	37
Matériel et méthodes	40
<i>Le site d'étude de Kondi</i>	40
<i>Instrumentation, échantillonnage et suivi</i>	49
Synthèse des acquis	51
<i>Impact à court terme de la gestion des litières aériennes</i>	53
Modifications de la productivité.....	53
Conditions édaphiques et pédoclimatiques.....	55
La libération des nutriments lors de la décomposition.....	56
Flux de nutriments libérés par la décomposition dans le profil de sol.....	62
Le rôle des nutriments libérés sur la croissance des arbres	64

<i>Impact à moyen et long terme de la gestion des litières aériennes.....</i>	<i>67</i>
Conclusion générale.....	80
<i>Recommandations pour la gestion des plantations sur sols tropicaux pauvres.....</i>	<i>80</i>
<i>Perspectives scientifiques.....</i>	<i>82</i>
References	86
I. Decomposition, N dynamic and ¹⁵ N transfers between <i>Eucalyptus</i> harvest residues of different composition and N status	100
II. Effect of forest floor manipulation on the fluxes of DOC, DON and dissolved mineral nutrients under <i>Eucalyptus</i> plantation in the Congo	128
III. ¹⁵ N labeled harvest residues sustain tree growth and SOM formation in a tropical <i>Eucalyptus</i> plantation	162
IV. The manipulation of organic residues affects tree growth and heterotrophic soil CO ₂ efflux in a tropical <i>Eucalyptus</i> plantation	192

INTRODUCTION

LA SITUATION DES FORETS DANS LE MONDE ET DANS LES REGIONS TROPICALES

Les forêts occupent actuellement 31% de la superficie des terres émergées de la planète (FAO, 2011) et jouent un rôle essentiel à la fois pour le bien être de l'humanité et pour l'équilibre terrestre. Les forêts sont des systèmes écologiques présentant une grande diversité d'habitats, de niches et d'espèces. Le fonctionnement de ces systèmes est ainsi caractérisé par un ensemble complexe d'interactions entre les composantes du biotope et de la biocénose. Il se dégage de ces interactions des processus biologiques clés qui assurent le maintien des écosystèmes et que l'on nomme fonctions écologiques. De tout temps, l'humanité a su faire usage de ces fonctions écologiques et en tirer bénéfice. D'un point de vue anthropocentré, on parle ainsi de services écosystémiques pour désigner ces fonctions écologiques qui répondent elles à une vision éco-centrée. En guise d'exemple, la décomposition de la matière organique (MO) dans les sols est d'une part une fonction majeure des écosystèmes forestiers régulant notamment la libération de nutriments nécessaires à la nutrition des plantes, et correspond d'autre part à plusieurs services écologiques tels que le maintien de la qualité des sols ou le recyclage des déchets organiques. Les fonctions et les services des écosystèmes ont fait l'objet de nombreuses classifications. Brièvement, la fonction de production des ressources forestières est la plus anciennement reconnue. De nombreux produits sont en effet extraits de la forêt, il s'agit principalement du bois d'œuvre et du bois de feu mais également de produits forestiers non ligneux tels que les aliments (baies, champignons, plantes comestibles, viande de chasse) ou le fourrage. Plus de la moitié des forêts du monde sont principalement affectées à des fonctions de production (30 %) ou se voient attribuer de telles fonctions dans leur objectif de gestion (FAO, 2011). Par ailleurs, depuis quelques décennies, on observe une prise de conscience accrue des fonctions de protection et des services écologiques que procurent les forêts et de l'importance de ces rôles pour leur gestion durable. Les forêts du monde remplissent de nombreuses fonctions de protection, certaines locales, d'autres mondiales. Il s'agit notamment de la protection des sols contre l'érosion éolienne et hydrique, la protection des côtes, contre les avalanches et comme filtres de la pollution atmosphérique. L'une des plus

importantes fonctions est celle qui a trait à la protection des sols et des ressources en eau. Les forêts contribuent à conserver l'eau en favorisant l'infiltration, en réduisant la vitesse du ruissellement et l'érosion des surfaces et en diminuant la sédimentation. Les forêts jouent également un rôle dans la filtration des contaminants de l'eau, la régulation du débit des rivières, la réduction des inondations et l'accroissement des précipitations (Lavabre & Andréassian, 2000). A l'échelle globale, la séquestration du carbone dans les sols et la biomasse forestière sont des services majeurs des écosystèmes forestiers et représentent un enjeu important pour réduire les conséquences négatives des changements climatiques. Enfin, les forêts fournissent un large éventail d'avantages économiques et sociaux, qu'il s'agisse de la valeur des produits forestiers ou de services et contributions plus difficilement quantifiables apportés à la société (culture, religion, paysages, qualité de vie, etc).

Les forêts sont cependant l'objet de pressions importantes qui réduisent leur superficie et leur biodiversité. Au cours du XX^{ème} siècle, la moitié des forêts de la planète aurait ainsi été perdue d'après le programme des Nations Unies pour l'environnement. Entre 2000 et 2010, les écosystèmes forestiers ont connu un taux annuel de variation légèrement négatif de l'ordre de -0,1 % (FAO, 2011). Ce taux de variation global masque de grandes disparités entre les régions du monde. La superficie forestière stagne ou augmente en Europe (0,1 % par an), en Amérique du nord et centrale (0 % par an) et en Asie (0,4 % par an) alors qu'elle régresse fortement sur les continents africain (-0,5 % par an), océanique (-0,4 % par an) et sud américain (-0,5 % par an). Alors que des gains ont été enregistrés dans les zones tempérées et boréales, la déforestation touche avant tout la zone tropicale. On estime que la perte de superficie forestière pour la période de 2000-2010 est de 5.2 millions d'hectares par an, ce qui correspond environ à la superficie du Costa-Rica. La principale cause de déforestation reste la conversion de forêts naturelles en terres agricoles, et dans une moindre mesure l'effet de phénomènes naturels. Au vu de la démographie et du développement des pays de la zone tropicale, ce phénomène apparaît difficile à freiner dans les décennies à venir. En guise d'exemple, les taux de croissance annuelle de la population et du PIB sont respectivement de 2,6 et 5,2 % pour l'Afrique centrale contre 0,1 et 1,1 % pour l'Europe géographique (FAO, 2011). La demande en terre cultivable ainsi qu'en produit forestier est donc amenée à

s'accroître durablement dans ces régions avec l'augmentation de la population et la mutation des modes de consommation (mode de vie rural/urbain). Par ailleurs, la nécessité de substituer des énergies fossiles en énergie renouvelables pour limiter les changements climatiques concourt à accroître les besoins mondiaux en bois. La consommation mondiale en bois-énergie a ainsi augmenté de 51% entre 2006 et 2009 (Wood Resources International, 2010).

Si l'exploitation des forêts ne se traduit pas systématiquement par une suppression nette et définitive de ses ressources on assiste bien souvent à une dégradation de sa biodiversité. C'est le cas de modes d'exploitation traditionnels tels que l'abattis-brûlis très pratiqué dans les régions tropicales qui substituent un nombre croissant de formations secondaires pauvres en espèces aux formations dites "climaciques" riches en espèces. L'impact écologique des modes d'exploitation dit "modernes" est plus délicat à évaluer (Foley *et al.*, 2007). Le prélèvement est sélectif et se limite généralement à quelques essences d'intérêt. Cependant, il a été montré pour ce type d'exploitation en Amazonie que la coupe d'un arbre d'intérêt pouvait entraîner la chute collatérale d'une trentaine d'arbres et provoquer une ouverture de la canopée de l'ordre de 25 à 50 % de l'espace exploité (Asner *et al.*, 2004). Ce type de pratique a donc des conséquences directes sur les stocks de carbone contenus dans la biomasse et le sol (Keller *et al.*, 2004), sur le statut minéral et la production de ces forêts (Olander *et al.*, 2005) mais également des conséquences indirectes tels que l'augmentation des feux de forêts ou potentiellement des épisodes ponctuels de sécheresse (Alencar *et al.*, 2004 ; Barlow & Peres, 2004 ; Nepstad *et al.*, 1999). Le Partenariat mondial pour la restauration des paysages forestiers estime que de nos jours jusqu'à 1 milliard d'hectares des paysages forestiers, ce qui équivaut à un quart de toutes les terres forestières, sont dégradés et nécessitent une restauration. Enfin, l'intrusion d'espèces allochtones invasives entrant en concurrence avec les espèces d'origine (Stohlgren *et al.*, 1999), l'augmentation des concentrations en CO₂ (Mooney *et al.*, 1991 ; Possingham, 1993), l'accumulation d'azote réactif dans les écosystèmes (Galloway *et al.*, 2008) et les changements climatiques menacent également fortement la biodiversité à l'échelle de la terre (Sala *et al.*, 2000). Il y a aujourd'hui consensus pour dire que la perte de biodiversité affecte largement le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale *et al.*, 2006 ; Isbell *et al.*, 2011) même si la

question a fait l'objet de nombreux débats ces vingt dernières années en écologie et que cette affirmation est très difficile à vérifier (Schwartz *et al.*, 2000 ; Thompson & Starzomski, 2006). Un point de vue optimiste consiste à souligner que des relais opérés par de nouveaux groupes fonctionnels sont certainement pris pour assurer les fonctions vitales de l'écosystème. L'évaluation des écosystèmes pour le millénaire, rédigé par plus de 2000 auteurs et relecteurs, conclut que l'action de l'homme au cours de ces 50 dernières années a entraîné des modifications des écosystèmes de manière plus rapide et plus extensive que sur aucune autre période comparable de l'histoire de l'humanité et que près de 60 % des biens et services directement associés aux écosystèmes se trouvent menacés en raison de la perte de biodiversité (Millenium Ecosystems Assessment, 2005).

Enfin, une part croissante des forêts naturelles est assignée à réserve par les Etats, ce qui limite fortement la disponibilité des biens issus de la fonction de production. La nécessité de protéger la qualité de l'eau et des sols ainsi que la volonté de maintenir la biodiversité a conduit depuis le milieu du XX^{ème} siècle à la constitution de réserves naturelles. Plus récemment, avec la nécessité de réduire notre production de gaz à effet de serre et de contrôler notre impact sur les changements globaux, une part de l'attention s'est portée sur la déforestation et la dégradation des forêts. Le changement d'usage des terres, dans laquelle la déforestation sous les tropiques joue une place de première importance, serait responsable d'environ 20% des émissions annuelles de gaz à effet de serre (IPCC, 2007). Le REDD (Reducing Emissions from Deforestation and Degradation) préconise d'augmenter la superficie de territoires protégés dans les pays en voie de développement et de favoriser la restauration des ressources forestières (Clark *et al.*, 2008), ce qui aura des conséquences majeures sur la disponibilité des ressources forestières dans ces pays mais également sur le marché mondial des produits forestiers. Un enjeu majeur pour les pays tropicaux est de concilier développement et conservation de leur patrimoine écologique. Le développement des pays du Nord peut être considéré comme un échec de ce point de vue là, il n'existe plus de forêts primaires, les forêts naturelles (sans gestion humaine) sont rares et, de plus, les surfaces forestières y ont été le plus souvent très fortement réduites (les trois quarts en France au paroxysme des années 1850). Par ailleurs, l'utilisation massive de combustibles

fossiles dans les pays du nord reste la principale source de gaz à effet de serre, loin devant la déforestation touchant les pays du sud (IPCC, 2007). Il a été suggéré qu'une part importante de la production primaire forestière et agricole pourrait être assumée dans les pays du nord pourvus de sols plus fertiles et que la priorité pourrait être axée sur la conservation dans les pays du sud, héritiers de grandes surfaces de forêts peu anthropisées. Cette vision, peut-être envisageable d'un point de vue scientifique, me semble inacceptable au regard de l'histoire et irréaliste en termes opérationnels, car elle renforcerait la dépendance du Sud vis-à-vis du Nord.

Dans ce contexte de baisse des ressources forestières naturelles comme de leur disponibilité, les plantations représentent une option majeure pour satisfaire la demande croissante en produits forestiers et diminuer la pression sur les forêts naturelles.

LE DEVELOPPEMENT DES PLANTATIONS FORESTIERES

La surface de plantations a augmenté de 48 % au cours de ces vingt dernières années et couvrait environ 264 millions d'hectares en 2010 (FAO, 2011). Elle s'est accrue à un rythme d'environ 5 millions d'hectares par an pendant la période 2005-2010 (FAO, 2010a). Bien que les plantations forestières n'occupent aujourd'hui que 7 % de la couverture forestière mondiale, elles auraient actuellement le potentiel de couvrir deux tiers de la demande en bois rond avec une prévision de 80 % en 2030 (Carle & Holmgren, 2009). Il est maintenant acquis que la plus grande partie de la production mondiale en bois sera dans le futur assurée par des plantations, gérées de façon plus ou moins intensives (Paquette & Messier, 2010 ; Park & Wilson, 2007). Déjà, certains pays comme le Chili ou la Nouvelle-Zélande assurent plus de 90% de leur besoin en produits ligneux avec de grandes plantations monoculturelles d'*Eucalyptus*, de *Pinus* ou d'*Acacia* (Park & Wilson, 2007). Le spectaculaire changement de tendance qui s'est opéré dans les années 2000 concernant la dynamique forestière en Asie est partiellement imputable aux nombreux programmes de boisement conduits principalement en Chine, en Inde et au Vietnam (FAO, 2011). La Chine prévoit ainsi d'augmenter de 50 millions d'hectares

ses forêts plantées d'ici à 2020, dans le but d'étendre le couvert forestier à 23 % de la superficie totale de ses terres. De grands pays forestiers fortement touchés par les problématiques de déforestation tels que le Brésil ou l'Indonésie ont également planté des millions d'hectares d'*Eucalyptus* ou de palmier à huile. A ce jour, c'est principalement l'atout productif des plantations forestières qui a séduit les entreprises à des fins industrielles et commerciales (ex Vallourec au Brésil qui utilise le charbon de bois dans la production de tubes acier de haute qualité « tuboverde ») ou les petits propriétaires à des fins de subsistance, produisant du bois d'œuvre, des fibres, du bois-énergie ou des produits forestiers non ligneux (FAO, 2010b). Les plantations sont susceptibles de remplir un certain nombre de fonctions de protection et environ un quart des plantations mondiales sont ainsi affectées à des fins de restauration, de protection des sols et de la qualité de l'eau ou de séquestration du carbone (FAO, 2010a). Enfin, les plantations pourraient être utilisées pour restaurer la biodiversité, via « l'effet catalytique des plantations » (Bernhard-Reversat & Huttel, 2001 ; Mboukou-Kimbatsa *et al.*, 1998).

Il existe de nombreuses contraintes à l'augmentation massive des surfaces de plantations forestières tropicales (Piketty *et al.*, 2009). En particulier, l'accroissement de la population mondiale, l'évolution des régimes alimentaires et le développement des biocarburants conduisent à une compétition croissante entre les modes d'usage des terres en milieu tropical. Les zones les plus favorables sont donc généralement réservées aux productions de denrées alimentaires et de biocarburants et les nouvelles plantations forestières cantonnées aux zones les moins favorables à l'agriculture. La disponibilité en terres favorables aux plantations forestières étant limitée, la tendance générale est à l'intensification de la sylviculture : l'amélioration génétique permet la production de matériel végétal plus performant, les rotations sont raccourcies, les fertilisations ou les amendements deviennent plus fréquents avec des doses apportées plus fortes, et le coût croissant de l'énergie peut conduire dans certaines régions à l'exportation des rémanents des parcelles forestières pour être valorisés comme biocombustibles (Eriksson & Gustavsson, 2010), ce qui n'est pas anodin quant à la durabilité des sols les plus pauvres.

Les principales essences qui ont été plantées en milieu boréal sont les genres *Picea* et *Larix*, en milieu tempéré les genres *Populus*, *Pinus*, *Picea* et en milieu tropical les genres *Eucalyptus*, *Acacia*, *Pinus* et *Tectona*. La productivité des plantations forestières varie considérablement en fonction du matériel végétal mais également en fonction des conditions pédoclimatiques et des pratiques sylvicoles. Le choix des essences, l'origine des semis, l'amélioration génétique par croisements et sélection, l'utilisation de clones et probablement prochainement le développement d'OGM contribuent à améliorer la productivité des plantations (Evans, 1999). Les plantations tropicales et subtropicales présentent un fort potentiel de productivité en raison de facteurs environnementaux favorables à la production végétale (rayonnement élevé, sols généralement profonds, pluviométrie abondante). Leur productivité varie cependant considérablement en fonction des situations car les sols tropicaux sont très évolués et par conséquent, le plus souvent pauvres chimiquement avec une capacité variable de rétention de l'eau. Cette productivité est généralement faible ($< 10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) dans les plantations paysannes tropicales destinées à la production de bois énergie. Elle est beaucoup plus forte sur les 4,5 millions d'hectares de plantations d'*Eucalyptus* au Brésil, ($40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$; ABRAF, 2010), résultat de décennies d'amélioration génétique et d'une gestion intensive nécessitant des apports importants d'engrais, que seules de grandes entreprises forestières ou des propriétaires disposant de revenus conséquents sont capables d'assurer.

Le développement des plantations s'est fait rapidement avec parfois des règles de gouvernance inadaptées et bien trop souvent sans prendre en compte le savoir et les techniques acquises par le passé en sylviculture. Ceci a conduit à un certain nombre d'échecs et à la mauvaise réputation dont pâtissent parfois encore les plantations forestières. Dans certains cas, des forêts naturelles ont été remplacées par des plantations forestières avec d'importantes répercussions à la fois environnementales et sociales. Trop souvent, les populations locales n'ont pas été impliquées dans les décisions ni intégrées dans la gestion de ces ressources qui constituent pourtant leurs principale source de subsistance. De nombreux conflits avec les populations locales ont ainsi été recensés (Cossalter & Pye Smith, 2003), par exemple en Afrique du Sud (<http://www.polity.org.za>), en Indonésie (Sunderlin & Resosudarmo, 1996), au Congo

(Pierre, 1996) ou au Brésil (<http://www.natbrasil.org.br/monocultura>). D'un point de vue environnemental, l'impact des plantations sur la biodiversité dépend largement des caractéristiques des écosystèmes antérieurs à la plantation. Ainsi la FAO désapprouve la substitution de plantations aux écosystèmes riches en diversité tels que les forêts primaires, les zones humides et les tourbières ou aux terres fertiles à fort potentiel agricole mais préconise leur installation sur des sols dégradés ou des prairies (FAO, 2010b). Les plantations, notamment d'*Eucalyptus*, ont également été fortement décrites pour leurs impacts négatifs sur les ressources en eau (Scott & Smith, 1997). Ces systèmes forestiers sont souvent caractérisés par une transpiration élevée, ce qui peut diminuer le débit des rivières et faire baisser le niveau des nappes phréatiques (Jackson *et al.*, 2005 ; Kallarackal & Somen, 1997). Les répercussions peuvent être significatives dans les régions qui connaissent des périodes de sécheresse et surtout lorsque les plantations couvrent de grandes surfaces.

A ce titre, l'intégration des plantations à l'échelle des territoires ou des bassins versants constitue aujourd'hui l'un des axes prioritaires de réflexion (FAO, 2010b). Il faut dans l'avenir favoriser une mosaïque d'écosystèmes, constituée à la fois d'espaces naturels riches en biodiversité, de plantations et de terres agricoles à des fins productives et enfin d'infrastructures humaines. L'enjeu est d'assurer à l'échelle d'un territoire une production forestière tout en minimisant les impacts environnementaux négatifs tels que sur la biodiversité ou la ressource en eau. A cet effet, plusieurs modèles ont été proposés dont l'un des plus connu est le zonage forestier territorial dit TRIADE de Seymour et Hunter (1992). Les deux chercheurs suggèrent de mettre en place trois zones : une première axée directement sur la conservation et une seconde où est pratiqué un aménagement de type écosystémique. Puisque l'action combinée de la mise en œuvre d'un aménagement écosystémique et l'établissement d'aires protégées amène une baisse de volume exploitable, une troisième zone d'aménagement intensif a été proposée afin de compenser ces pertes.

En résumé, les plantations apparaissent comme un moyen efficace d'assurer le développement économique de la filière forestière à l'échelle mondiale mais nécessitent un cadre approprié afin de garantir une organisation sociale équitable et de pratiques

sylvicoles adaptées respectueuses de l'environnement. Ce constat fait évidemment écho aux trois piliers du concept de développement durable utilisé depuis les années 1990 dans lequel la notion de durabilité englobe les enjeux sociaux, économiques et écologiques (WCED, 1987).

LA PROBLEMATIQUE DE LA DURABILITE DES PLANTATIONS

La notion de durabilité présente des définitions variées (Viederman, 1996), dont celle que nous venons d'évoquer ci-dessus. Le terme a un sens plus spécifique lorsqu'il s'adresse aux plantations forestières, définissant la capacité d'un site à maintenir sa productivité au cours des rotations successives. La gestion forestière de ces plantations est ainsi considérée durable lorsque les propriétés du sol ou le potentiel de productivité d'un site ne sont pas dégradés au cours du temps (Nambiar, 1996 ; Powers, 1999) dans des conditions socio-économiques favorables. En raison de la forte pression qui s'exerce sur les terres les plus fertiles pour produire des denrées alimentaires ou des biocarburants, les plantations sont généralement installées sur des sols pauvres et/ou fragiles. Avec l'intensification des plantations qui semble aujourd'hui inévitable, une attention particulière doit donc être portée aux sols qui supportent la productivité afin de garantir leur pérennité (Nambiar, 1996 ; Nambiar, 1999).

En effet, l'installation de plantations modifie fortement le fonctionnement des écosystèmes naturels. Les programmes d'amélioration génétique, principalement axés sur l'augmentation de la productivité à ce jour, et la sélection d'essences à croissance rapide conduisent souvent à des besoins importants en nutriments et en eau par rapport aux écosystèmes naturels. La fixation symbiotique d'azote atmosphérique, garante de l'équilibre azoté des écosystèmes naturels, est généralement nulle lorsque des espèces non fixatrices d'azote sont plantées. En effet, le sol est généralement désherbé et le sous-bois supprimé afin de limiter la compétition interspécifique pour la lumière, les ressources en eau et en nutriments. Ces systèmes se caractérisent aussi par des pertes de nutriments importants lors de l'exploitation avec l'exportation de biomasse, ce qui peut avoir des répercussions importantes sur l'équilibre minéral des écosystèmes de

plantation, en particulier dans le cas de rotations courtes. En contrepartie, l'installation de plantations à la place de systèmes dégradés ou herbacés se traduit souvent par une augmentation des apports atmosphériques avec l'augmentation de la surface d'interception foliaire, par une diminution des pertes minérales par drainage en raison d'un enracinement plus profond et d'une transpiration plus forte, enfin par l'accumulation de litière, donc de carbone, à la surface du sol. Les bilans entrées-sorties d'éléments nutritifs dans les sols permettent d'évaluer l'influence des plantations et des pratiques sylvicoles sur l'évolution de la fertilité des sols sur le long terme (Ranger & Turpault, 1999 ; Yanai *et al.*, 2010). Une sylviculture sans apport conséquent de fertilisation peut conduire à des bilans négatifs de nutriments dans les sols en milieu tropical (Laclau *et al.*, 2005), tempéré (Marques *et al.*, 1997, Van der Heijden *et al.*, 2011) ou boréal (Klaminder *et al.*, 2011). Ces bilans minéraux négatifs soulignent la nécessité d'apport d'éléments nutritifs par fertilisation afin de maintenir la productivité, comme cela est classiquement pratiqué pour la plupart des plantations industrielles tropicales gérées en courtes rotations. Cependant, l'utilisation de fertilisants en N et P est fortement limitée par leur coût élevé. Le coût de l'azote (urée) et du phosphate (phosphate super-triple) ont ainsi été respectivement multipliés par 4 et 6 durant cette dernière décennie (<http://siteresources.worldbank.org>). De plus, à ce rythme, les ressources en P minier devraient être quasiment épuisées au terme du siècle en cours (Stewart *et al.*, 2005). Cependant, l'impact de bilans négatifs de nutriments dans les sols sur la productivité des rotations futures reste très incertain car celle-ci dépend des stocks bio-disponibles mais également d'interactions fortes entre les besoins du nouveau matériel végétal produit par les programmes d'amélioration génétique, les changements climatiques, l'évolution de l'activité biologique dans les sols, et le recyclage des nutriments au cours du développement des arbres. D'ailleurs, la plupart des études conduites sur plusieurs rotations n'observent pas de baisse de la productivité au cours des rotations (Evans, 1999). Les rares cas de baisse de la productivité sont souvent imputables à une gestion inadaptée du site de plantation et particulièrement une mauvaise gestion des litières aériennes (Evans, 1999 ; O'Hehir & Nambiar, 2010).

La restitution de MO au sol et sa décomposition constituent des étapes cruciales pour le fonctionnement des cycles biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers (Sayer, 2006 ; Swift *et al.*, 1979). De plus, lors de la décomposition, le processus d'humification conduit à la formation de substances colloïdales très stables composées à la fois des résidus de MO les plus récalcitrants à la décomposition et de produits microbiens. Le renouvellement de MO du sol (MOS) dépend donc largement de la quantité et de la qualité des apports de MO sous forme de litière (Bird *et al.*, 2008 ; Kögel-Knabner, 2002), à la fois en tant que composante de l'humus et en tant que substrat microbien. La MO représente une source importante de nutriments et d'énergie pour les communautés microbiennes (Jordan *et al.*, 2003 ; Tyler, 1991) ainsi que pour la faune du sol (Arpin *et al.*, 1995 ; Gonzales & Zou, 1999). Les acteurs biologiques sont responsables de la décomposition de la MO et de la minéralisation des nutriments qui redeviennent disponibles pour les plantes. La MOS joue un rôle primordial : elle participe à la qualité physique du sol en structurant celui-ci à travers la formation de complexes organo-minéraux (Kleber *et al.*, 2007), séquestre du C et assure la rétention de nutriments ou de micropolluants grâce à ses charges électronégatives. Pour les sols tropicaux anciens, très altérés et acides, la MOS constitue le pilier central de la fertilité puisque les flux d'éléments issus de l'altération des minéraux sont très faibles et que la capacité de fixation des éléments est très limitée (faible capacité d'échange cationique des minéraux dominants, kaolinite et oxydes de fer et d'aluminium) (Feller & Beare, 1997 ; Zech *et al.*, 1996). Cependant, pour les écosystèmes développés sur les sols les plus pauvres, de faibles stocks en nutriments dans le sol peuvent partiellement être compensés par un recyclage rapide et efficace de nutriments (Vitousek, 1982). Les litières aériennes, plus rapidement minéralisables que la MOS, peuvent alors garantir une part importante de la fertilité chimique du sol. Ainsi, alors que le prélèvement racinaire à partir du sol minéral constitue la principale source de nutriments pour la croissance des arbres jusqu'à la fermeture de la canopée, une large part des besoins est ensuite assurée par le recyclage des éléments minéraux présents dans la litière mais également par la translocation interne dans la plante et les apports atmosphériques de nutriments, avec un rôle important des dépôts secs d'aérosols sur le houppier des arbres, y compris d'éléments

habituellement sans intérêt pour la plante tel le sodium se substituant au potassium (Laclau *et al.*, 2003b).

Le rôle des litières ne se limite pas à sa participation aux cycles biogéochimiques des nutriments mais elle agit également comme couche protectrice du sol en tamponnant les variations d'humidité (Ginter *et al.*, 1979) et de température du sol (Ponge *et al.*, 1993), et en limitant l'érosion (Coelho Netto, 1987), les pertes par drainage (Mo *et al.*, 2003) ou la compaction des sols (Geddes & Dunkerley, 1999) : c'est l'effet "mulch".

Toute perturbation des stocks de litière est donc susceptible de modifier le fonctionnement du sol. Plusieurs études multi-sites ont porté sur l'effet des litières sur la productivité et la durabilité des plantations ces dernières décennies. C'est le cas du projet Maramarua en Nouvelle-Zélande (Smith *et al.*, 2000), le projet LTSP sur 26 sites d'Amérique du nord (Long Term Soil Productivity, Powers *et al.*, 2005), le site DIRT aux USA (Detritus Input and Removal Treatments, Nadelhoffer *et al.*, 2004), ainsi qu'un projet dans 7 pays tropicaux et subtropicaux représentant au total 17 sites, coordonné par le CIFOR (Site management and productivity in tropical plantation forests, Nambiar, 2008). La plupart des expérimentations qui manipulent les litières aériennes portent sur les résidus d'exploitation nommés généralement rémanents (slashes en anglais). La quantité de rémanents laissée sur place après la récolte des peuplements peut largement varier en fonction du mode d'exploitation (Jones *et al.*, 1999 ; Powers *et al.*, 2005) : exportation de l'arbre entier vs exportation des seuls troncs ; exportation des troncs entiers vs exportation d'arbres écorcés sur le site. L'écorçage sur le site a un coût financier certain (Magagnotti *et al.*, 2011), mais le bénéfice écologique peut être important dans la mesure où cette biomasse en quantité limitée séquestre des quantités élevées de nutriments, calcium en particulier (Laclau, 2001). D'une manière générale les petits compartiments de biomasse restent sur la coupe lors des récoltes commercialisées de bois. Cependant, dans les zones où les populations sont pauvres, elles peuvent être récupérées et utilisées comme combustible, directement ou après carbonisation. Le ratissage de la litière, et notamment des feuilles de conifères, est une pratique abandonnée en Europe depuis la deuxième guerre mondiale, mais qui est encore d'actualité aux Etats-Unis ou en Australie avec la production de mulch domestique (Haywood *et al.*, 1998 ; Lopez-Zamora *et al.*, 2001 ; Turner & Lambert,

2011) dont la récolte est parfois même mécanisée (Kelly & Wentworth, 2009). C'est également le cas dans certains pays asiatiques comme en Chine où ce matériel est utilisé comme combustible par les paysans (Mo *et al.*, 2003 ; Peng *et al.*, 2003). Les crises énergétiques remettent au goût du jour le prélèvement des rémanents d'exploitation dans les pays riches. Le prélèvement des souches et des grosses racines à des fins énergétiques est même parfois envisagé (Eriksson & Gustavsson, 2010 ; Hope, 2007 ; Melin *et al.*, 2010 ; Saarinen, 2006). Finalement les racines fines sont les seuls résidus d'exploitation qui ne risquent pas d'être exportés lors de la coupe.

Dans le contexte énergétique mondial actuel, l'acquisition de connaissances quant aux conséquences de l'exportation des rémanents d'exploitation est donc prioritaire, compte tenu de leur rôle dans la durabilité des écosystèmes. La manipulation expérimentale des rémanents peut ainsi traduire une situation réelle lorsqu'il s'agit de son retrait ou permettre de simuler l'effet d'intrants organiques dans le cas d'apports. Ce type d'étude peut apporter des informations sur le recyclage des matières organiques qui pourrait redevenir une pratique courante dans la mesure où les déchets pourraient prochainement être valorisés compte tenu de la très forte limitation prévisible des engrais du fait de leur coût de fabrication (N) ou de l'épuisement des ressources fossiles (P). Par ailleurs, on peut s'attendre à une augmentation des retours organiques dans l'avenir car les programmes d'amélioration génétique, l'amélioration des pratiques sylvicoles ou l'effet des changements globaux devraient augmenter la productivité des plantations (Boisvenue & Running, 2006). En effet, l'augmentation de la température annuelle et la modification du régime de précipitations sont susceptibles de modifier la phénologie des arbres (Condit *et al.*, 1996) alors que l'augmentation des concentrations atmosphériques en CO₂ devrait conduire à un accroissement de la productivité primaire lorsque la disponibilité en eau et en nutriments est suffisante (Delucia *et al.*, 1999 ; Schlesinger & Lichter, 2001 ; Zak *et al.*, 2003). Ces scénarios devraient conduire à une augmentation des chutes de litière qui font ainsi l'objet d'études à part entière (Chang *et al.*, 2007 ; Park & Matzner, 2003 ; Sayer *et al.*, 2007).

Les manipulations, d'une part de rémanents au moment de la coupe et d'autre part de chutes de litière en cours de rotation, ont des impacts pour partie similaires sur le fonctionnement des sols et les études s'y reportant peuvent faire l'objet de

24

comparaisons. Cependant, l'intensité et la temporalité des effets attendus sur le sol peuvent diverger. Dans le cas de rémanents, de grandes quantités de MO sont apportées ou retirées de façon ponctuelle, ce qui constitue un traitement brutal pour le système mais dont les effets directs sont limités dans le temps. Par opposition, l'effet de l'apport ou du retrait continu de MO peut être long à observer mais les répercussions peuvent être plus lourdes sur le long terme (Sayer, 2006).

Les effets de la manipulation des litières aériennes sur les propriétés du sol et la productivité des plantations divergent fortement en fonction du type d'essence planté, du temps d'afforestation, de la nature du sol, du climat et bien entendu de la qualité et de la quantité de litière. L'apport de litière a généralement peu d'effet sur les propriétés physique du sol lorsqu'une litière est déjà constituée. En revanche, le retrait de la totalité de la litière est susceptible de limiter la perméabilité, des sols par la formation d'une croûte de battance et de réduire la stabilité des agrégats du sol (Blanco-Canqui & Lal, 2009). La présence de litière aérienne favorise l'agrégation en fournissant des composés organiques liants, en stimulant l'activité biologique (vers de terre, champignons...) et en limitant l'impact des précipitations ou des variations de températures sur leur stabilité. Le retrait de la litière peut donc entraîner une hausse de la masse volumique des horizons de surface en lien avec la diminution de la stabilité des agrégats et de la porosité (Mendham *et al.*, 2003). Cependant, aucune modification de la densité apparente du sol n'a été observée 4 ans après la manipulation des litières de surface dans une plantation d'*Acacia auriculiformis* au Vietnam (Huong *et al.*, 2008), dans une plantation de *Cunninghamia lanceolata* en Chine sur l'ensemble d'une rotation de 9 ans (Shaohui *et al.*, 2008), ni au Congo après l'afforestation de savane avec des *Eucalyptus* (Laclau, 2001, Landais, 2003).

Concernant l'humidité du sol, l'effet de la suppression de la litière dépend largement de la saison et de la date de la dernière pluie. La suppression de l'horizon holorganique du sol entraîne généralement une hausse de l'humidité du sol juste après les épisodes pluvieux et une baisse de l'humidité durant les périodes sèches (Ginter *et al.*, 1979). La suppression de la litière entraîne par ailleurs une augmentation de l'amplitude des températures du sol (Ponge *et al.*, 1993) avec des températures maximales plus élevées

en saison chaude. La rétention de la litière réduit la température du sol et la perte d'eau par évaporation mais il n'y a généralement pas d'effet marqué de l'ajout de litière sur la température (Facelli *et al.*, 1999) ou l'humidité du sol (Chemidlin Prévost-Bouré *et al.*, 2010 ; Sayer *et al.*, 2007) lorsqu'une couche de MO est déjà présente. L'effet de la litière sur les variables pédoclimatiques est fortement lié à sa présence ou à son absence mais la quantité présente joue un rôle très limité.

La manipulation des litières aériennes affecte fortement le cycle du carbone dans les sols. La modification du substrat influence directement l'activité des décomposeurs, macrofaune comme organismes microbiens, la respiration du sol et l'évolution du stock de C du sol. Lors de l'exploitation, l'exportation expérimentale de l'ensemble des litières de surface peut représenter entre 11 et 104 t ha⁻¹ de matière sèche en fin de première rotation pour des plantations d'*Eucalyptus*, d'*Acacia* et de *Pinus* à rotations courtes en milieu tropical, subtropical ou méditerranéen (Nambiar & Kallio, 2008), entre 173 t ha⁻¹ (*Pinus taeda*, Louisiane) et 532 t ha⁻¹ (forêt mixte de conifères, Californie) de matière sèche parmi 26 sites des Etats-Unis pour lesquels la durée des rotations est comprise entre 60 et 200 ans (Réseau LTSP, Powers *et al.*, 2005).

Les litières aériennes constituent un substrat majeur pour les communautés microbiennes des horizons superficiels du sol et la manipulation des litières influence donc les biomasses microbiennes ainsi que l'activité microbienne. Dans le cas de manipulations ponctuelles de rémanents d'exploitation, la réponse de la biomasse microbienne est généralement plus marquée lorsqu'on retire de la MO que lorsqu'on en ajoute. Pèrez-Batallon *et al.* (2001) observent une baisse importante de la biomasse microbienne uniquement durant les deux premiers mois suivant l'exportation complète de rémanents d'exploitation, l'ajout de rémanents n'ayant aucun effet tout au long de l'année de suivi sur les 12 premiers centimètres d'un sol de plantation de *Pinus radiata* âgée de 25 ans en Espagne. Les effets des traitements sur la biomasse microbienne se limitent généralement aux premiers mois ou premières années après manipulation des litières. Mendham *et al.* (2002) montrent des variations importantes de biomasse microbienne dans les 20 premiers centimètres du sol 1 an après à la manipulation de rémanents d'exploitation dans une plantation d'*Eucalyptus globulus* en Australie mais

26

l'effet s'estompe partiellement après 5 ans. Chen et Xu (2005) reportent des tendances non significatives dans une plantation de *Pinus elliotti* en Australie 6 ans après la manipulation de rémanents d'exploitation. Enfin, la réponse de la biomasse microbienne est généralement moins forte en milieu tempéré qu'en milieu tropical. En forêt tempérée, Park et Matzner (2003) ne notent pas de changement de la biomasse microbienne 2 ans après ajout de litière. Sans surprise, il n'y a pas d'effet non plus du retrait des litières sur la biomasse microbienne du sol plus de 10 ans après la mise en place des traitements dans une plantation de *Picea abies* en Norvège (Smolander *et al.*, 2010). Lorsque la litière est enlevée régulièrement, les effets peuvent être plus importants comme dans plantation tropicale de *Pinus caribae* à Puerto Rico où la biomasse microbienne est réduite de 69% dans les 25 premiers centimètres du sol après 7 ans de prélèvement continu de la litière (Li *et al.*, 2004). Le même type de pratique provoque une réduction de 40 % en moyenne de biomasse microbienne active (Substrate-induced respiration :SIR) et de 61 % durant la saison des pluies dans les 25 premiers centimètres d'une plantation tropicale d'*Eucalyptus* en Chine (Peng *et al.*, 2003). La suppression annuelle de la litière dans une forêt tempérée décidue pendant 9 ans entraîne la diminution de 17% de la biomasse microbienne active dans l'horizon organique du sol (Fisk & Fahey, 2001). La suppression des feuilles de *Pinus sylvestris* et de *Betula alba* en forêt boréale fait respectivement baisser la biomasse microbienne active de 7 et 30% après 2 saisons de végétation (Nilsson *et al.*, 1999).

Un effet fortement attendu, parfois même recherché, lorsqu'on manipule les litières de surface est la modification du stock de MO dans le sol minéral (MOS). Les résultats divergent fortement à ce sujet, ce qu'on explique généralement par la diversité des systèmes d'étude mais il existe également probablement de forts effets induits par la méthodologie employée. En effet, la variation du stock de MOS à l'échelle d'une décennie est liée au pool le plus labile de la MOS. Ce pool représente généralement une part restreinte de la MOS et la variation du stock de MOS peut donc facilement être masquée par des biais analytiques ou d'échantillonnage. Le nombre et la position des répétitions, la saison d'échantillonnage, les variations de densité du sol, le tri des racines, ou le choix du système de référence sont autant d'éléments susceptibles de faire varier les tendances d'évolution de la MOS. Dans une méta-analyse, Johnson et Curtis (2001)

montrent une augmentation moyenne de 18% de la MOS lorsque les rémanents d'exploitation sont laissés sur place et une baisse moyenne de 6% de la MOS lorsque la totalité de l'arbre est récoltée ou les rémanents retirés, en comparaison de traitements témoins. Cependant, les auteurs soulignent que dans de nombreuses études, les variations de MOS sont observées durant les premières années suivant la manipulation des litières et que la quantité de MOS retrouve ensuite son niveau initial. Jones *et al.* (2008) observent un effet positif de la rétention des litières sur la MOS 17 ans après la mise en place des traitements et soulignent que ces variations de MOS concernent uniquement la fraction grossière et peu stable du sol. Plusieurs études montrent comme il est attendu que l'apport de MO en surface augmente le stock ou les concentrations de C, comme dans une plantation de *Pinus elliotti* en Australie 6 ans après la mise en place des traitements (Chen & Xu, 2005), une plantation d'*Eucalyptus globulus* en Australie (Mathers *et al.*, 2003), une plantation de *Pinus radiata* en Nouvelle-Zélande (Smith *et al.*, 2000). Inversement, le retrait des litières est susceptible de réduire les stocks de MOS, *via* la suppression du substrat nécessaire à l'activité biologique et à la formation de MOS et la modification des conditions pédoclimatiques de surface qui peuvent favoriser la minéralisation de la MOS de surface, comme c'est le cas de plantations de *Pinus radiata* en Nouvelle-Zélande 20 ans après la mise en place des traitements (Huang *et al.*, 2011 ; Smaill *et al.*, 2008). Cependant, dans beaucoup de cas la manipulation des litières n'a quasiment pas d'effet sur les stocks de MOS, comme dans des plantations d'*Eucalyptus* en Australie (Carneiro *et al.*, 2009 ; Mendham *et al.*, 2002 ; Mendham *et al.*, 2003), une plantation de *Picea sitchensis* d'Amérique du nord 23 ans après la mise en place des traitements (Walmsley *et al.*, 2009), une plantation de *Pinus taeda* (Butnor *et al.*, 2006), en général sur les 26 sites du réseau LTSP aux Etats-Unis après une décennie de suivi (Powers *et al.*, 2005) ou même en fin de rotation dans les plantations tropicales des 16 pays du réseau Site management and productivity in tropical plantation forests (Tiarks & Ranger, 2008).

L'apport de litières à la surface du sol en forêt peut en revanche conduire à une hausse du taux de minéralisation de la MOS (Chemidlin Prévost-Bouré *et al.*, 2010 ; Crow *et al.*, 2009 ; Moroni *et al.*, 2007 ; Sayer *et al.*, 2011 ; Sulzman *et al.*, 2005) ou une baisse du stock de MOS (Walmsley *et al.*, 2009). Le concept de "priming effect" proposé par Jenkinson (1966) a été validé par de nombreuses études en laboratoire ces dernières

28

années (Fontaine *et al.*, 2007 ; Kuzyakov *et al.*, 2000 ; Nottingham *et al.*, 2009) : l'incorporation de résidus végétaux frais, à haute teneur en composés organiques de petits poids moléculaires, peut entraîner une activation des microorganismes du sol qui dégradent les composés organiques anciens stabilisés de par leur structure moléculaire plus complexe. Ainsi, l'incorporation de MO fraîche dans le sol peut engendrer un déstockage du carbone préexistant, au point d'annuler l'apport, voire d'entraîner un bilan négatif. Ce processus est donc susceptible de fortement compromettre la productivité à long terme des plantations lorsque des quantités importantes de MO fraîches sont amenées au moment de la coupe. Des études *in situ* sont requises afin de déterminer si la manipulation régulière de grandes quantités de litière est susceptible de réduire les stocks de MOS, notamment en milieu tropical où la question n'a fait l'objet que d'une seule étude (Sayer *et al.*, 2011).

Les litières constituent un réservoir de nutriments et sa manipulation a donc un effet important à la fois sur les stocks de nutriments et pour leur biodisponibilité dans l'écosystème. L'effet le plus direct sur le cycle biogéochimique des nutriments est la modification des flux de libération et la mise en solution des nutriments dans le profil de sol (Smethurst *et al.*, 2001). Ce flux qui joue un rôle majeur sur les stocks du sol et qui conditionne fortement la nutrition végétale a été peu étudié à ce jour dans un contexte de manipulation des litières aériennes. Chang *et al.* (2007) ont montré que l'apport d'une triple quantité de litière dans une forêt taïwanaise de *Chamaecyparis* causait une augmentation des flux de NH_4 , K, Ca et Mg dans les lessivats de litière mais seulement de K à 60 cm de profondeur. Les stocks de nutriments du sol peuvent diminuer suite à la baisse des apports de litière comme c'est le cas pour K et Na dans l'horizon de surface d'un sol forestier de *Picea sitchensis* (Walmsley *et al.*, 2009). Villalobos-Vega *et al.* (2011) observent des tendances de baisse et d'augmentation des stocks de nutriments après 4 ans de retrait ou d'augmentation respectivement des chutes de litière dans un *cerrado* brésilien mais la seule tendance significative est une augmentation des stocks de Ca dans les 5 premiers centimètres du sol suite à l'augmentation des chutes de litière. La modification des stocks de nutriments est cependant rarement marquée et rare lorsque les sols sont fertiles (Wood & Lawrence, 2008). Les effets de la manipulation des litières sur les stocks de nutriments du sol se répercutent généralement sur les stocks de

nutriments contenus dans la biomasse et notamment dans les feuilles qui sont utilisé en guise de diagnostic. Sayer et Tanner (2010) ont observé de fortes variations des quantités d'azote inorganique à la fois dans le sol et dans la biomasse des arbres en réponse à l'apport ou au retrait de litière dans une forêt tropical après 5 ans de manipulation des chutes de litière. Comme dans cette dernière étude, Turner et Lambert (2011) rapportent une baisse des concentrations de N dans les feuilles suite à 15 ans de ratissage dans une plantation de *Pinus radiata* alors que Wood *et al.* (2009) notent une augmentation des concentrations de N et P suite à l'augmentation des apports de litière mais pas d'effet de la diminution des apports probablement en raison de réserves de nutriments importantes dans leurs sols. L'effet de la manipulation des litières aériennes est ainsi susceptible de modifier à long terme le cycle des nutriments puisqu'une quantité moins importante de nutriments est recyclée au sein du sous-cycle biologique.

La suppression de la totalité du stock de litière au moment de la coupe constitue en soi le traitement le plus radical en termes de gestion des litières pour la durabilité des plantations forestières. Malgré des effets parfois significatifs sur l'activité biologique, les stocks de MOS ou la disponibilité des nutriments, il n'y a généralement pas d'effet notable sur la productivité des plantations dans les régions tempérées. Murphy *et al.* (2004) ont montré sur le site de Maramarua en climat tempéré humide qu'il n'y avait pas de baisse de la productivité dans une plantation de *Pinus radiata* en Nouvelle Zélande deux décennies après le retrait de la litière. Dans le réseau nord-américain LTSP, la même démonstration a été faite pour des plantations de *Pinus taeda* 1 décennie après la mise en place des traitements (Sanchez *et al.*, 2006 ; Sanchez *et al.*, 2009), ainsi que d'un point de vue plus général sur l'ensemble du réseau (Powers *et al.*, 2005). Le retrait des rémanents d'exploitation dans des plantations d'*Eucalyptus globulus* sur la péninsule ibérique tend à réduire légèrement la productivité des parcelles en début de rotation mais l'effet n'est pas significatif (Jones *et al.*, 1999). Walmsley *et al.* (2009) notent une baisse de la productivité en seconde rotation de *Picea sitchensis* lorsque toute la biomasse de l'arbre est exportée mais les auteurs sont incapables de déterminer si celle-ci est imputable à la compétition herbacée ou à la perte des nutriments contenues dans la biomasse exportée. Ce résultat discutable rejoint le constat d'Evans (1999) évoqué précédemment que la plupart des cas de baisse de productivité sont liés à une mauvaise

30

gestion des litières aériennes ou du couvert herbacées. Les résultats du réseau "Site management and productivity in tropical plantation forests" coordonné par le CIFOR montrent que la manipulation des litières n'a pas d'effet sur la productivité de plantations d'*Eucalyptus* pour cinq sites d'Inde, de Chine et d'Australie, un effet en début de rotation qui se résorbe ensuite pour trois sites d'Inde, d'Afrique-du-Sud et du Brésil et enfin un changement durable de la productivité suite à la mise en place des traitements pour les deux sites du Congo et de Busselton en Australie (Saint-André *et al.*, 2008). Pour ces deux derniers sites installés sur des sols sableux, les surfaces terrières des arbres en fin de rotation sont supérieures de 73 et 55 % respectivement lorsqu'on double la quantité de rémanents d'exploitation en comparaison de traitements où l'on retire la totalité de la litière. Sur l'ensemble des sites, l'intensité de la réponse en croissance des arbres face aux traitements est fortement liée au ratio entre la quantité de N apporté dans les rémanents et la quantité de N présent dans les 10 premiers centimètres du sol. Assez logiquement, c'est dans les plantations du Congo où les teneurs en MOS (C et N total) et en cations échangeables (K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+}) sont les plus faibles que la réponse en croissance des arbres est la plus forte suite à la manipulation des litières. Ainsi, il n'est guère étonnant de ne pas observer d'effet de la manipulation de la MO sur la croissance des arbres dans des systèmes tempérés dont les sols présentent de fortes teneurs en MOS et une CEC élevée (une fertilité minérale importante par rapport au sol du Congo). Les tendances de baisse en MOS ou en éléments nutritifs observées actuellement sur de nombreux sites sont susceptibles de se renforcer dans l'avenir et pourraient alors se traduire par une baisse de la productivité si un seuil était atteint. A ce titre, le cas des plantations d'*Eucalyptus* du Congo représente une opportunité importante pour appréhender le rôle fondamental des litières sur la productivité à court et à long terme des plantations.

LES PLANTATIONS D'*EUCALYPTUS* AU CONGO : UN CAS D'ECOLE

Les plantations d'*Eucalyptus* représentent un modèle d'étude particulièrement simple lorsqu'elles sont gérées de façon intensive sous les tropiques, avec un matériel végétal unique (un clone, avec des entretiens herbicides éliminant le sous-bois et la strate herbacée) planté dans des sols profonds, relativement homogènes et sans éléments

grossiers. Les demandes en nutriments sont généralement fortes pour produire de grandes quantités de biomasse sur des sols fortement altérés ayant des réserves en cations nutritifs très réduites (Mareschal *et al.*, 2011). *L'Eucalyptus* présente une forte aptitude pour mobiliser à son profit toutes les ressources disponibles et ceci de manière très efficace pour produire un maximum de biomasse dans un environnement donné, moyennant une sylviculture adaptée (Laclau *et al.*, 2010b): choix du clone, densité de plantation, fertilisation initiale. Il peut être conduit en rotations courtes (6-7 ans) car son accroissement courant maximum a lieu très tôt. Cette aptitude explique que le genre *Eucalyptus* ait été planté sur environ 20 millions d'hectares en régions tropicales. Les fortes demandes en ressources naturelles (lumière, eau, nutriments) pour la production de quantités importantes de biomasse conduisent en général à de fortes réponses aux manipulations réalisées, comme c'est le cas pour les litières aériennes.

De nombreuses études concernant l'amélioration génétique, la gestion environnementale et sociale ou le fonctionnement écologique des plantations d'*Eucalyptus* sont menées depuis plusieurs décennies au Congo. En particulier, ces dernières ont montré que les deux premières années de croissance constituent une étape cruciale pour la productivité des plantations. Ainsi, les apports de nutriments par fertilisation ont un effet sur la croissance des arbres beaucoup plus marqué en application starter qu'au-delà de la fermeture de la canopée qui a lieu vers 2 ans (Bouillet *et al.*, 2004). La phase juvénile des plantations est caractérisée par des besoins élevés en nutriments qui permettent d'assurer la mise en place du système racinaire et le développement rapide du houppier (Laclau *et al.*, 2003b). Durant cette phase, la majeure partie des éléments minéraux est prélevée directement dans le sol. A partir de la fermeture de la canopée, les biomasses de feuilles et de racines fines n'augmentent plus mais se renouvellent rapidement. La dépendance des arbres à la disponibilité en nutriments dans le sol est alors plus faible expliquant par la suite la baisse de réponse à la fertilisation. Une part importante de ces besoins est alors assurée par le recyclage d'éléments nutritifs, transférés depuis les organes en sénescence vers les organes en croissance (Laclau *et al.*, 2001 ; Laclau *et al.*, 2003b). Par ailleurs, un mat racinaire très dense se développe dans la litière qui permet aux arbres de prélever directement les éléments minéraux libérés lors de la décomposition et de limiter les pertes par drainage (Laclau *et al.*, 2004). La pauvreté minérale de ces systèmes est compensée par un

recyclage intense des éléments minéraux. Cette capacité à maintenir les éléments minéraux au sein du cycle biologique et à les utiliser de façon efficiente est probablement l'une des clés de la productivité de ces plantations. Par ailleurs, Nambiar (1996) souligne que c'est durant cette période précédant la fermeture de la canopée, après les opérations d'exploitation et de replantation, que l'impact sur les sols est le plus net et que la productivité à long terme peut être mise en péril. Saint-André *et al.* (2008) suggèrent que la productivité est modifiée à long terme au Congo, puisque les différences de productivité observées entre modalités d'apport de litière persistent en fin de rotation. Cependant, le fractionnement granulométrique de 72 échantillons de sol collectés 7 ans après la manipulation des litières ne montre pas de différences significatives de concentrations en C et N total ou de la signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ entre les traitements, quelle que soit la fraction granulométrique du sol (0–20, 20–50, 50–200, or 200–2000 μm) dans les horizons 0–10 cm, 10–20 cm et 20–50 cm (D'Annunzio, 2008). Comment expliquer une réponse si rapide et si marquée de la croissance des arbres alors que les propriétés du sol ne semblent pas affectées 7 ans après la manipulation des litières aériennes? Les éléments minéraux libérés au cours de la décomposition de la MO de surface sont susceptibles de jouer un rôle principal dans cette réponse. Au Congo, les programmes de fertilisation ont permis de mettre en évidence que N était le principal élément limitant la croissance dans ces sols sableux alors que P, généralement limitant en milieu tropical, est présent en quantité suffisante dans les sols du Congo (Laclau, 2001). Il importe donc d'étudier la dynamique de décomposition des rémanents d'exploitation et de minéralisation de N dans ces plantations afin d'évaluer la quantité de N mis à disposition des arbres durant les deux premières années clés de leur développement. La décomposition de la litière est difficile à prédire en milieu tropical car l'importance relative de ses facteurs de contrôle, que sont en particulier le climat, la composition biochimique et les organismes décomposeurs (Aerts, 1997 ; Swift *et al.*, 1979 ; Zhang *et al.*, 2008), varie selon les sites et est toujours en débat (Coq *et al.*, 2011 ; Yang & Chen, 2009 ; Zhang *et al.*, 2008). Dans le cas de rémanents d'*Eucalyptus* en milieu tropical, les conditions climatiques sont favorables à une décomposition rapide mais la qualité des rémanents est souvent mauvaise (C/N, lignine/N et polyphénols élevés) et l'activité des décomposeurs est difficile à prédire. Par ailleurs, le mélange de rémanents de qualités différentes (feuilles, écorces et branches) est susceptible de ralentir la mise à

disposition des nutriments pour les plantes puisque les éléments minéralisés à partir des rémanents les plus riches sont susceptibles d'être transférés et immobilisés dans les rémanents les plus pauvres (Briones & Ineson, 1996, Salamanca *et al.*, 1998). Ces transferts de nutriments pourraient être responsables de l'augmentation de la vitesse de décomposition observée pour des mélanges de litière en comparaison avec des litières seules (Blumfield *et al.*, 2004 ; Gartner & Cardon, 2004 ; Hättenschwiler & Gasser, 2005). L'étude de ces transferts, nécessitant l'utilisation de traceurs isotopiques, a fait l'objet d'un article de référence par Schimel et Hättenschwiler (2007) qui ont étudié les transferts de ^{15}N entre mélanges de feuilles de différentes compositions. Il en ressort des transferts nets de ^{15}N à partir des feuilles les plus riches en direction des feuilles les plus pauvres en N, les auteurs concluent également que ces transferts seraient contrôlés unilatéralement par la concentration initiale en N des feuilles sources. Dans les plantations, le N minéralisé au niveau des feuilles pourrait être transféré vers les écorces et les branches au moment de la coupe et ainsi limiter la disponibilité du N pour les arbres. L'étude de ces mécanismes de transferts entre types de rémanents d'exploitation pourrait permettre de transposer la théorie de Schimel et Hättenschwiler (2007) à des composantes présentant de plus grandes variations de compositions biochimique que des feuilles de différentes espèces.

Par ailleurs, la gestion des rémanents d'exploitation peut se traduire par des changements dans la dynamique des éléments et leur biodisponibilité (minéralisation, flux en solution,...), pouvant compromettre à plus ou moins long terme pour la durabilité de ces écosystèmes fragiles. Des études menées antérieurement au Congo montrent que les pertes de nutriments par drainage sont généralement faibles, même après la coupe alors qu'une grande quantité de MO est laissée sur le sol et que les arbres sont trop jeunes pour prélever ces nutriments (Laclau *et al.*, 2003a ; Laclau *et al.*, 2010b). Cependant, aucune étude n'a été menée au-delà de la première rotation pour différentes modalités d'exploitation malgré le caractère crucial de cette phase sylvicole. La composition chimique des solutions du sol est un indicateur de la disponibilité des nutriments pour les arbres susceptible d'expliquer les différences observées sur la croissance des arbres (Laclau *et al.*, 2003a). Enfin, un moyen efficace d'évaluer la contribution des rémanents d'exploitation sur la croissance des arbres est d'estimer la

proportion de N contenue dans les arbres en provenance des rémanents. Cette estimation peut être réalisée à partir de rémanents enrichis en ^{15}N et du traçage de ce ^{15}N dans la biomasse des arbres. Cette approche isotopique est fréquente concernant les apports de nutriments sous forme minérale (D'Annunzio, 2008 ; Rance *et al.*, 2009) mais plus rare pour les apports de nature organique (Bird *et al.*, 2008 ; Zeller, 2001). L'étude des mécanismes de décomposition, de minéralisation de N, de la mise en solution des nutriments ou du prélèvement de N par les arbres devrait permettre dans un premier temps d'appréhender l'effet à court terme de la gestion des litières aériennes sur la productivité des plantations d'*Eucalyptus* au Congo.

Il s'agit dans un second temps d'évaluer les répercussions que peut avoir à long-terme la gestion de la litière aérienne. Un simple suivi de l'évolution des stocks de MOS n'est à l'évidence plus suffisant pour établir un diagnostic précis de l'évolution de la MOS. Comme nous l'avons évoqué plus haut, l'approche "stock" est porteuse d'un certain nombre d'incertitudes et ne prend généralement pas en compte l'évolution de la qualité de la MOS. Des calculs de flux entrants et sortants de C ainsi que l'utilisation d'outils isotopiques ou le recours à la modélisation permettent d'améliorer notre compréhension de l'évolution des stocks de MOS. Il est maintenant clair que la MOS peut être subdivisée *ad minus* en deux pools, l'un très actif composé de structures carbonées labiles au temps de renouvellement rapide susceptible d'être rapidement modifié et l'autre plus stable parfois qualifié de récalcitrant avec un temps de renouvellement plus long (Balesdent, 1996 ; Derrien & Amelung, 2011). Si le pool de MOS considéré comme labile représente une faible proportion de la MOS, il devient alors difficile de mesurer directement ses variations par des mesures de stock de MOS, la mesure des flux semble mieux appropriée. Par ailleurs, des flux généralement insignifiants au regard des stocks tels que les transferts de MO dissoute (MOD) peuvent jouer un rôle majeur dans la formation de MOS (Kaiser & Guggenberger, 2000 ; Neff & Asner, 2001 ; Zsolnay, 2003). Le lessivage de MOD à partir des litières de surface est susceptible de migrer dans le profil de sol et de se stabiliser en profondeur ou au contraire d'activer la flore microbienne et de provoquer la minéralisation du pool stable de MOS à travers le mécanisme évoqué plus haut de "priming effect". Ces mécanismes ont fait l'objet de nombreuses études pour les forêts tempérées mais restent à ce jour largement ignorés

en milieu tropical. Il apparait donc important de quantifier l'effet de l'apport de litières sur ces flux de MOD, de définir leur origine, de suivre leur évolution au sein du profil de sol afin d'évaluer leur impact dans les sols de plantations tropicales. La problématique majeure à long terme reste le maintien de l'intégrité du stock de MOS, pilier de la fertilité dans ces plantations tropicales. Il importe donc par une approche de partitionnement des flux, de comparer pour différentes modalités de gestion des litières, la contribution de la MOS au flux de C du sol afin de déterminer si le retrait ou l'apport de MO de surface peut avoir un impact négatif sur les stocks de MOS.

Afin de répondre au questionnement scientifique précédemment décrit, les objectifs de ce travail de thèse sont :

Objectif n°1 : Définir par quels mécanismes la gestion des litières aériennes influence à court terme la productivité des écosystèmes de plantation.

Les principaux travaux menés pour répondre à cet objectif ont concerné :

1. La productivité au sein des différents traitements a été évaluée à partir d'inventaires et de campagnes de biomasses aériennes et racinaires à différentes dates pour différents modes de gestion de la litière.
2. La dynamique de décomposition des différents types de rémanents d'exploitation et de la libération de l'azote au cours des deux premières années après coupe rase a été suivie dans différents dispositifs. Les facteurs de contrôle de ces dynamiques et les mécanismes d'échange de N entre différents types de rémanents (marquage isotopique ^{15}N) ont fait l'objet d'une attention particulière.
3. L'évolution des flux de nutriments dans le profil de sol suite à la mise en place de différents modes de gestion de la litière a été étudiée au cours des deux années suivant la coupe et la replantation afin d'appréhender la disponibilité de ces nutriments pour les arbres en croissance.
4. Des bilans de recouvrement dans l'écosystème de ^{15}N apporté avec les résidus d'exploitation ont été établis au cours des deux premières années après replantation afin d'évaluer la dynamique du N des rémanents dans l'écosystème et leur contribution à la croissance des arbres.

Objectif n°2 : Estimer l'impact de modes de gestion des litières aériennes sur la durabilité à moyen ou long terme de ces plantations

Les principaux travaux menés pour répondre à cet objectif ont concerné :

1. Des analyses de sol classique (C et N) ont été réalisées à différentes dates et mises en parallèle des bilans de recouvrement de ^{15}N à l'échelle de l'écosystème afin d'appréhender la dynamique de la MOS dans les différents traitements.
2. Les sources et l'évolution de la MO dissoute ont été étudiées le long du profil de sol à partir de la quantification des flux de COD et de NOD, de l'aromaticité de la MOD (spectrométrie UV) et de la signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ du COD au cours des deux années de suivi afin d'évaluer le rôle potentiel de la MOD sur le bilan de C et de N de l'écosystème et son implication dans le fonctionnement des plantations.
3. Un partitionnement complet des différentes composantes de la respiration du sol a été réalisé *in situ* pour trois traitements divergeant par leur mode de gestion des litières afin d'évaluer l'effet des traitements sur les stocks de C de ces sols et d'évaluer l'influence potentielle d'un priming effect dans ces plantations.

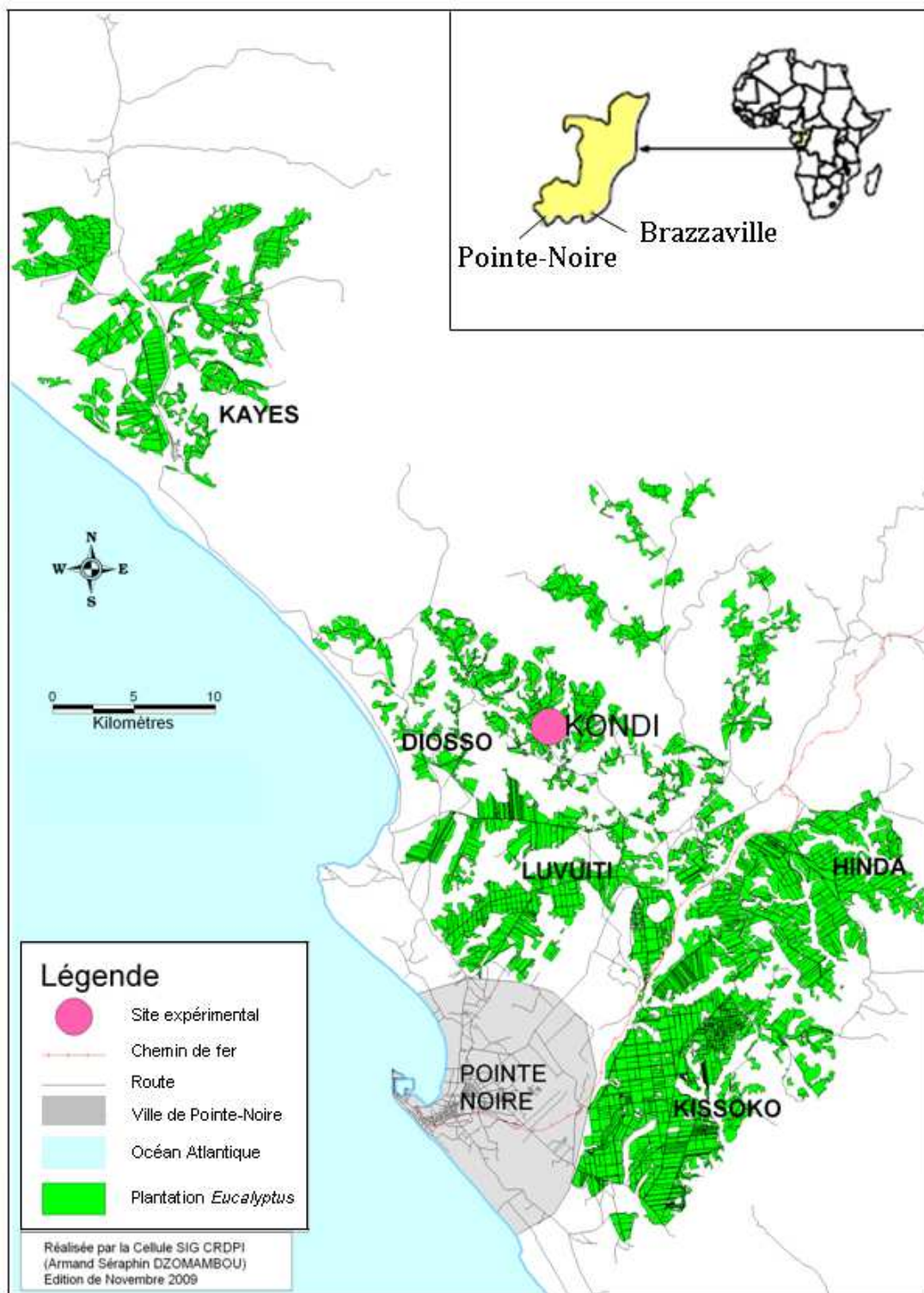


Figure 1 Localisation des plantations d'*Eucalyptus* de la région de Pointe-Noire et du site expérimental de Kondi

LE SITE D'ETUDE DE KONDI

Les plantations d'*Eucalyptus* étudiées sont situées par 4°34' degrés de latitude sud et 12°54' degrés de longitude Est sur le littoral de la République du Congo (**Figure 1**). Le relief est peu accidenté et seules les zones planes ou de pente modérée (<12%) ont été plantées. Le site de Kondi a fait l'objet de nombreuses études et a été instrumenté à partir de 1999 afin d'étudier les cycles biogéochimiques (Laclau, 2001). Ce dernier est situé à environ 40 km au Nord de la ville de Pointe-Noire, dans une zone plane située à une altitude d'environ 100 m.

Le climat du littoral congolais est de type tropical humide. Au cours de la période de 1931 à 2009, la pluviométrie annuelle moyenne a été de 1220 mm à Pointe-Noire (**Figure 2**). La variabilité inter annuelle de la pluviométrie est forte avec un coefficient de variation de 29 % sur cette période. Le minimum relevé à Pointe-Noire était de 296 mm en 1958 et le maximum de 2291 mm en 2007. La température moyenne est de 25 °C avec des variations saisonnières de faible amplitude (<5 °C) et très peu de variations inter annuelles. Le climat est caractérisé par l'alternance de deux saisons :

- Une saison sèche avec une température moyenne de 23.0°C et une pluviométrie mensuelle moyenne de 4.3 mm, qui s'étend de mi-mai à fin-septembre.
- Une saison des pluies, avec une température moyenne de 26.6°C et une pluviométrie mensuelle moyenne de 150 mm, de octobre à mi-mai.

La saison des pluies résulte du passage dans l'hémisphère sud de la zone de convergence inter tropicale qui atteint sa position la plus méridionale en janvier (jusqu'à 20° Sud). Cette zone de basse pression caractérisée par une température élevée s'accompagne d'épisodes orageux et venteux assez irréguliers et 99 % de la pluviométrie annuelle a lieu pendant cette saison. Inversement, l'influence de hautes pressions subtropicales australes à partir de juin empêche la précipitation des nuages pendant la saison sèche.

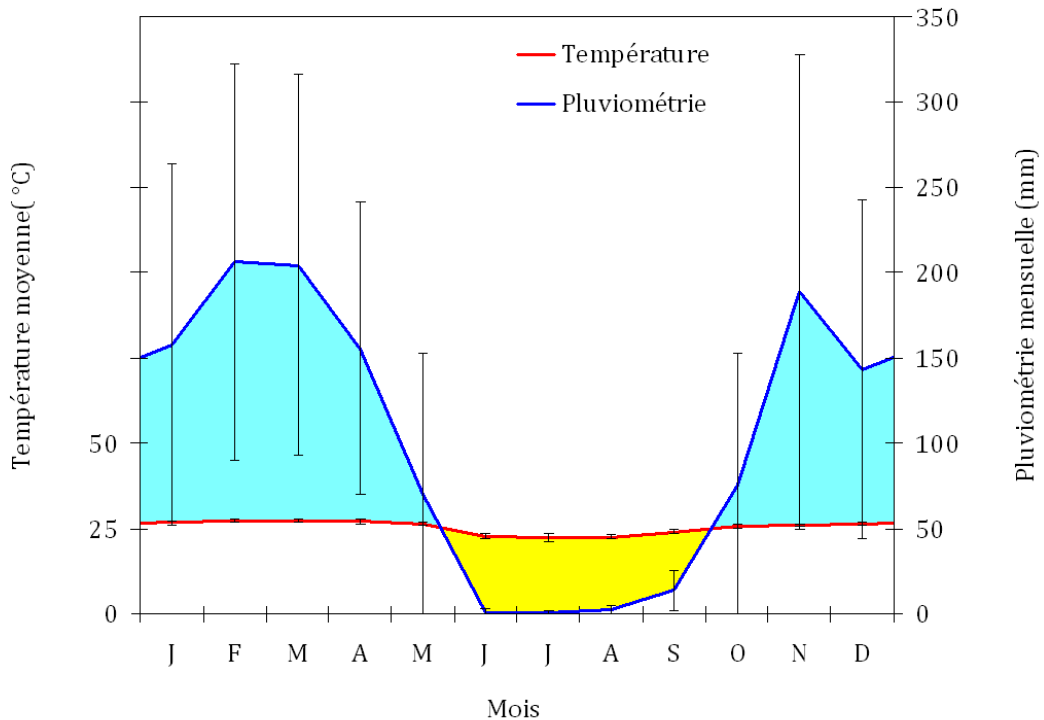


Figure 2 Diagramme ombrothermique de la zone de Pointe-Noire correspondant à la période 1931-2009 pour la pluviométrie et 1996-2005 pour les températures. Les zones en jaune correspondent à la saison sèche et les zones en bleu à la saison humide. Les barres verticales représentent les écarts types mensuels (source : ASECNA Pointe-Noire).

Le rayonnement présente ainsi des variations saisonnières très caractéristiques et, alors que l'insolation est maximale pendant la saison humide ($8,6 \pm 0,2 \text{ MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en moyenne sur les années 2008-2010 à Kondi), une couverture nuageuse quasi permanente pendant la saison sèche diminue le rayonnement incident de moitié environ par rapport à la saison humide ($4,4 \pm 0,2 \text{ MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en moyenne sur les années 2008-2010 à Kondi).

Le site de Kondi présente une pluviométrie sensiblement comparable à celle de Pointe-Noire (Hirsch, 2010). La période d'étude se caractérise par une première année après plantation plutôt sèche avec 1073 mm de juin 2009 à mai 2010 et une seconde année plutôt humide avec 1443 mm de juin 2010 à mai 2011. L'humidité relative de l'air était de $88 \pm 2 \%$ en moyenne sur le site de Kondi de 2008 à 2010 avec de très faibles variations intra- et interannuelles.

Le substrat géologique est constitué de formations sédimentaires de sable continental datées du Plio-Pleistocène (Jamet & Rieffel, 1976). Ces dépôts de sables grossiers ont été transportés depuis la chaîne du Mayombe située à environ 80 km de la côte (Cosson, 1955 ; Jamet & Rieffel, 1976). La granulométrie de ces sols est largement dominée par les fractions grossières (environ 89 % dans la fraction $> 50 \mu\text{m}$, 3 % dans la fraction comprise entre 2 et $50 \mu\text{m}$ et 8 % dans la fraction $< 2 \mu\text{m}$). La minéralogie détaillée des différentes fractions granulométriques a été identifiée à partir d'échantillons de sol prélevés jusqu'à 5 m de profondeur sur le site de Kondi (Mareschal *et al.*, 2011). Ces formations sédimentaires sont constituées essentiellement de quartz dans les fractions grossières et de kaolinite dans les fractions fines (**Figure 3**). Les minéraux renfermant des éléments nutritifs susceptibles d'être libérés par altération sont très peu représentés dans ces sols.

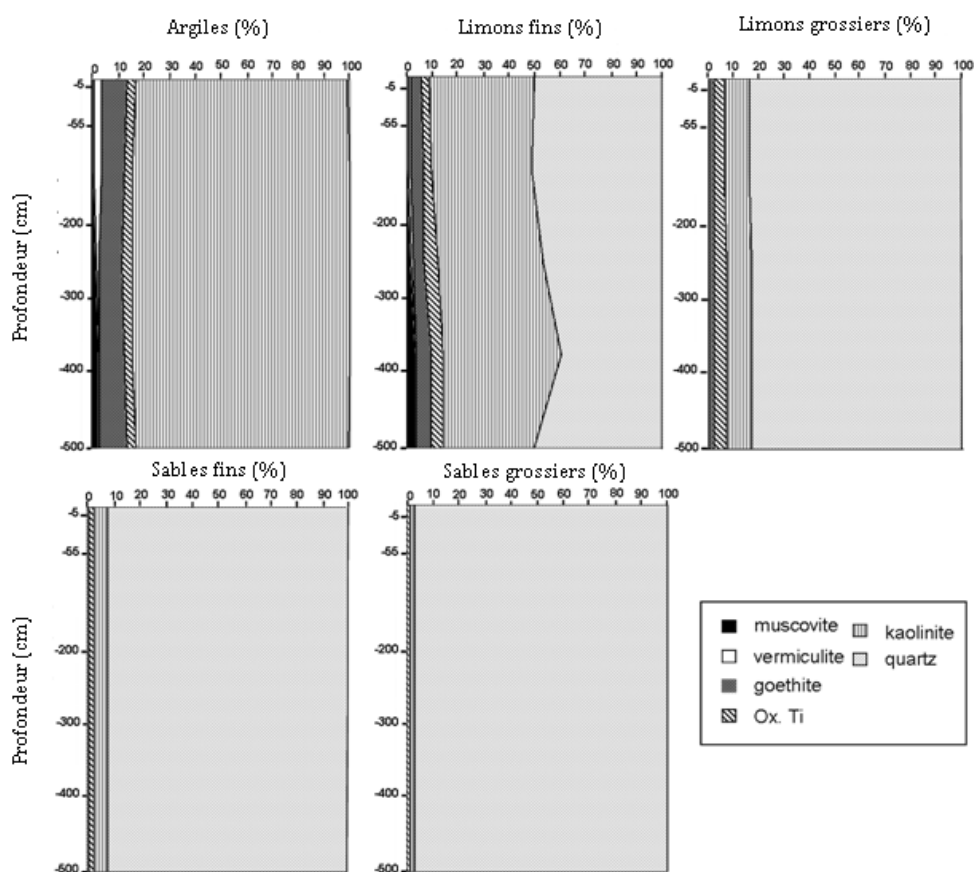


Figure 3 Minéralogie quantitative des fractions minérales du sol en fonction de la profondeur obtenue à partir d'un calcul normatif (Mareschal *et al.*, 2011).

Un profil de sol d'une plantation d'*Eucalyptus* âgée de 6 ans à Kondi a été décrit jusqu'à 12 m de profondeur par Laclau (2001) et est présenté dans la **Figure 4**. Les réserves en éléments minéraux et les teneurs en MO sont faibles et diminuent avec la profondeur (entre 1 % en surface à 0,1 % au-delà de 3 m pour la MO). Ces sols possèdent une faible capacité de rétention d'eau, due à leur texture sableuse et à des teneurs faibles en MO et argiles, avec dominance de la kaolinite, argile 1 :1 peu réactive. Ils sont classés selon la FAO (1998) en tant que *Ferralsic Arenosol*. L'appartenance au groupe des *arenosols* est indiquée dans la classification par la présence sur une profondeur de plus d'un mètre :

- d'une texture sableuse,
- de moins de 35 % en volume de fragments grossiers (le tamisage à 2 mm donne en fait 0 % de rejet pour un échantillon sec),
- et l'absence d'horizons diagnostics autres que *ochric*, *ypemic* ou *albic*, ou un horizon de type *plinthic*, *péetroplinthic* ou *salic* au-delà de 50 cm de profondeur, ou un horizon de type *argic* ou *spodic* au-delà de 2 m de profondeur.

Le qualificatif *ferralsic* est attribué à ces sols en raison de la dominance des kaolinites, argiles peu réactives associées à une capacité d'échange cationique faible ($CEC < 4 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$ de sol sur l'ensemble du profil). La variabilité physico-chimique des sols de savanes reboisés autour de Pointe-Noire est faible et le paramètre le plus variable est la profondeur des différents horizons (Laclau, 2001).

La bande côtière qui encadre la ville de Pointe-Noire était, jusque dans les années 70, occupée par une savane de graminées dominée par deux espèces, *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia diplandra*, la présence de la légumineuse fixatrice d'azote *Eriosema psoraleoides* est courante, enfin la seule espèce arbustive *Annona senegalensis* présente une densité très faible (généralement $< 10 \text{ individus ha}^{-1}$). La plupart des savanes sont brûlées annuellement par les populations dans cette zone. On note également la présence de bandes de forêt galerie dans les bas-fonds de type forêt tropicale humide. Depuis 1978, 43 000 ha de plantations clonales d'*Eucalyptus* ont été progressivement installés. Le paysage est donc composé d'une mosaïque de savane, de forêt naturelle, de parcelles d'*Eucalyptus* et de zones villageoises (**Figure 1 & Photo 1**).

Classe de sol : Ferralic arenosol (classification FAO)

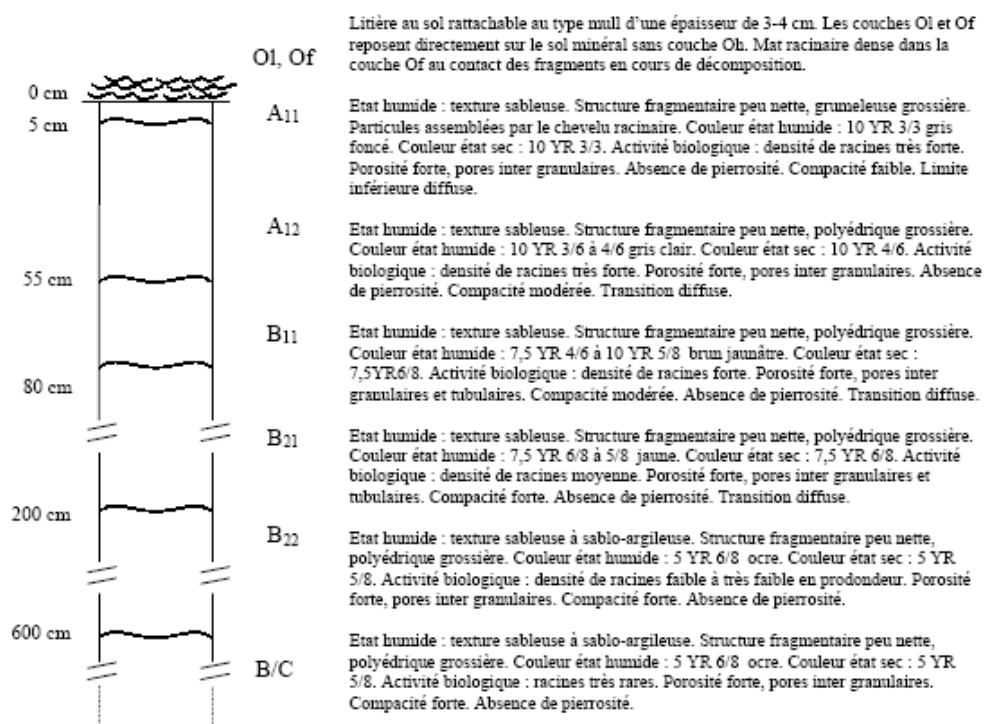
Site : Kondi, Kouilou, République du Congo

Situation topographique : altitude 80 m, pente moyenne 2%

Roche mère : sables continentaux du plio-pleistocène très profonds (> 100 m)

Végétation : peuplement d'eucalyptus de 6 ans planté après destruction chimique d'une savane herbacée.

Drainage : très bon



Horizons (cm)	Granulométrie			Elements totaux							
	Argile (%)	Limon (%)	Sable (%)	Mat. Org. (%)	N tot. (%)	C/N	CaO tot (%)	MgO tot (%)	K ₂ O tot (%)	P tot (%)	Al ₂ O ₃ tot (%)
A ₁₁ 0-5	6,6	2,0	88,6	1,14	0,47	14,0	0,10	0,19	0,17	0,24	2,4
A ₁₂ 5-55	6,0	1,7	90,5	0,66	0,31	12,3	0,12	0,17	0,16	0,14	2,3
B ₁₁ 55-80	9,3	1,9	86,7	0,36	0,18	11,7	0,10	0,21	0,20	0,15	3,2
B ₂₁ 80-200	9,9	2,1	86,9	0,19	0,10	11,0	0,10	0,23	0,28	0,19	3,6
B ₂₂ 200-600	10,6	3,2	85,0	0,16	0,12	7,4	0,11	0,24	0,34	0,17	3,7
B/C 600-1200				0,12	0,07	9,5	0,13	0,24	0,35	0,15	4,2

Horizons (cm)	Cations échangeables (cmol, kg ⁻¹)										
	pH (H ₂ O)	K	Ca	Mg	Mn	Na	Al	BC	CEC	BC/CEC (%)	P assim. (%)
A ₁₁ 0-5	4,8	0,03	0,11	0,08	0,01	0,04	0,24	0,26	0,53	49	0,047
A ₁₂ 5-55	4,7	0,02	0,08	0,03	0,01	0,01	0,17	0,14	0,29	48	0,022
B ₁₁ 55-80	4,9	0,01	0,08	0,03	0,01	0,00	0,14	0,12	0,31	39	0,016
B ₂₁ 80-200	5,2	0,01	0,09	0,02	0,01	0,01	0,11	0,13	0,28	46	0,034
B ₂₂ 200-600	5,1	0,01	0,08	0,03	0,01	0,01	0,13	0,13	0,31	42	0,029
B/C 600-1200	4,9	0,01	0,09	0,03	0,01	0,01	0,14	0,14	0,38	37	0,019

Figure 4 Description du sol dans une plantation d'*Eucalyptus* de Kondi âgée de 6 ans (Laclau, 2001).



Photo 1 Paysage caractéristique de la bande côtière autour de Pointe-Noire, constitué d'une mosaïque de forêts galeries, savanes herbacées et plantations d'*Eucalyptus*.

Deux futaies monoclonales d'*Eucalyptus*, séparées par une distance de 500 m, ont été étudiées à Kondi. Les itinéraires sylvicoles respectifs des deux parcelles d'étude sont présentés dans la **Figure 5**. Celles-ci ont été plantées dans une savane avec le clone PF1-41 à une densité de 532 arbres ha⁻¹ en 1992 et 2001 respectivement pour les parcelles A et B. Le clone PF1-41 a été pendant longtemps le clone le plus planté par l'industriel, en raison d'une grande robustesse et d'une bonne productivité. Il provient d'un croisement naturel entre deux ou trois individus d'*Eucalyptus alba* (Reinw. ex Blume, arbre femelle) et d'un groupe d'hybrides mal identifiés (arbre mâle), venant d'un arboretum brésilien et comprenant probablement : *E. grandis*, *E. robusta*, *E. urophylla*, *E. botryoides* (Bouvet, 1995). Les programmes d'amélioration génétique et l'évolution des pratiques sylvicoles ont conduit par la suite à une replantation de ces parcelles avec le clone 18-52 à une densité de 800 arbres ha⁻¹. Le clone 18-52 est un hybride *E. urophylla***E. grandis* issu d'un programme d'amélioration génétique du CRDPI (Cornillon *et al.*, 2003). Les deux hybrides contrastent en termes de croissance (Cornillon *et al.*, 2003), d'allocation de biomasse (Safou-Matondo *et al.*, 2005) ou d'efficacité d'utilisation de l'eau (Nouvellon *et al.*, 2005), ce dernier facteur étant déterminant dans la meilleure productivité du 18-52 par rapport à celle du PF1-41.

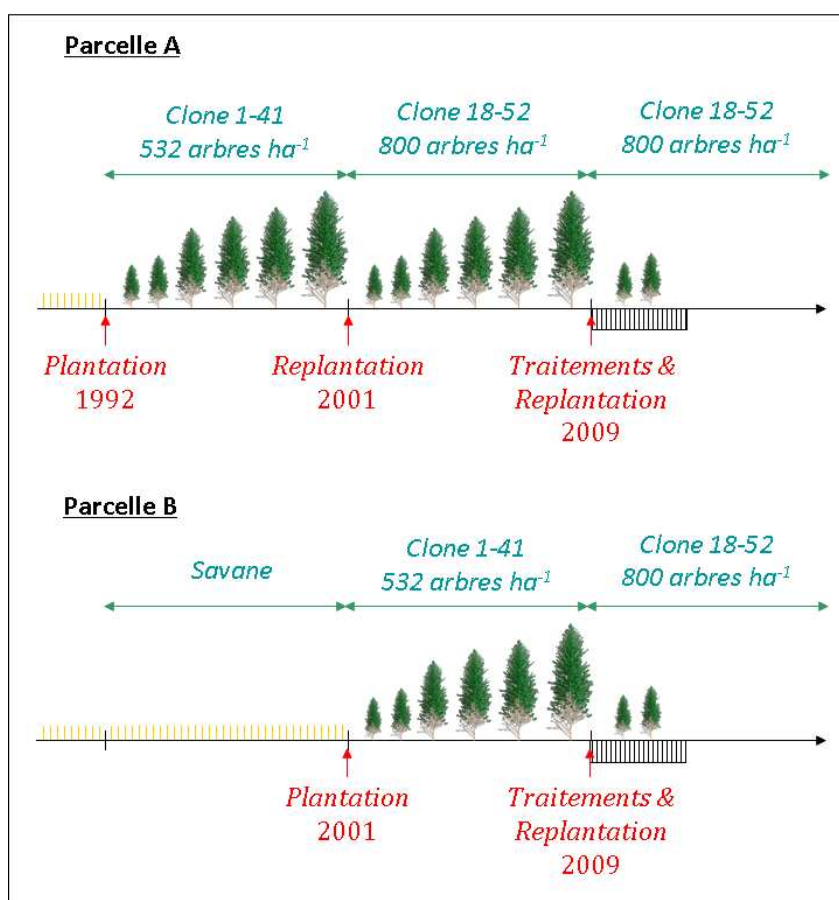


Figure 5 Itinéraire sylvicole schématisque des parcelles A et B. Le type de végétation, la densité de plantation et les années de plantation sont indiqués. La période d'étude est indiquée par une bande hachurée

Ce clone est le plus couramment planté actuellement dans le massif ponténégrin en raison de ses performances industrielles pour la production de pâte à papier. La sylviculture appliquée dans nos parcelles expérimentales est identique à celle menée en futaie dans les plantations industrielles : la végétation adventice est complètement éliminée (absence d'arbustes et d'herbacées en sous étage) par des entretiens chimiques au glyphosate en début de rotation et une fertilisation starter a lieu juste après la plantation. Lors de la première rotation en 1992, les apports étaient de 10,3 kg N ha^{-1} , 10,3 kg P ha^{-1} et 16,7 kg K ha^{-1} . Depuis 2001, la fertilisation se fait uniquement sous la forme d'ammonitrate, à raison de 43,2 kg N ha^{-1} , déposé à 5 cm de profondeur dans trois emplacements autour du jeune pied d'*Eucalyptus*.

En mars 2009, les deux parcelles ont été exploitées, le débardage a finalement été effectué par les villageois alors que l'industriel subissait la crise économique de plein fouet. Trois traitements ont été mis en place :

- traitement R (*Removed*): la totalité de la litière est enlevée (**Photo 2**), il s'agit à la fois du mat racinaire dense présent à l'interface organo-minérale du sol, de la litière accumulée lors des rotations précédentes et des rémanents d'exploitations.
- traitement SWH (*Stem Wood Harvest*): seul le bois des troncs est récolté après écorçage, ce qui constitue une pratique courante de l'industriel ponténégrin. Ce traitement laisse à la surface du sol 2,1 kg MS m⁻² et 1,5 kg MS m⁻² de litière des rotations précédentes respectivement dans les parcelles A et B, ainsi que 2,1 kg MS m⁻² et 1,5 kg MS m⁻² de rémanents d'exploitation respectivement dans les parcelles A et B.
- traitement DS (*Double Slash*): ce traitement est similaire au précédent mais les rémanents d'exploitation du traitement R y sont ajoutés (**Photo 2**). Ce traitement laisse à la surface du sol 2,1 kg MS m⁻² et 1,5 kg MS m⁻² de litière des rotations précédentes, 4,3 kg MS m⁻² et 3,1 kg MS m⁻² de rémanents d'exploitation respectivement dans les parcelles A et B.



Photo 2 Mise en place des traitements R (à gauche) et DS (à droite) en avril 2009, succédant à l'exploitation et précédant la replantation de la parcelle A.



Photo 3 Suivi de la décomposition des rémanents d'exploitation en sac de nylon



Photo 4 Mise en place des quadrats de suivi de décomposition des litières aériennes



Photo 5 Prélèvement de la litière puis de sol dans les quadrats ^{15}N

La litière a été intégralement retirée au râteau et à la brouette afin de limiter au maximum toute perturbation tel que le tassement des sols lié à l'utilisation d'engins mécanisés. Les rémanents d'exploitation ont été répartis de façon le plus homogène possible au sein des placeaux. Les traitements sont répétés dans 3 blocs pour la parcelle A (9 placeaux au total) mais 1 seul bloc a été constitué dans la parcelle B (3 placeaux). Chaque placeau couvre une surface minimum de 1250 m² (100 arbres), ce qui représente une surface de 450 m² pour la parcelle interne mesurée en écartant deux lignes de bordure.

INSTRUMENTATION, ECHANTILLONNAGE ET SUIVI

Un suivi de différents paramètres allant du pas de temps semi-horaire au pas de temps annuel a été mis en place sur les deux parcelles. Le mésoclimat a été suivi en continu dans une savane adjacente avec une station météorologique mesurant les précipitations, la température et l'humidité relative de l'air, le rayonnement solaire, la vitesse et la direction du vent. La température et l'humidité du sol de surface ont fait l'objet d'un suivi bimensuel dans le cadre de mesures de respiration du sol dans les 3 traitements (IV). Des mesures d'humidité du sol jusqu'à 6 m de profondeur ont été régulièrement effectuées à partir de sondes TDR dans les traitements R et DS des deux parcelles (II).

Concernant les paramètres biologiques, les biomasses aériennes et racinaires (jusqu'à 3 m de profondeur) ont été quantifiées sur 12 arbres couvrant l'amplitude des surfaces terrières de la parcelle A avant la coupe en mars 2009 (IV). Suite à la replantation et la mise en place des traitements, la mortalité et la croissance des plants d'*Eucalyptus* ont été suivies à raison de 3 inventaires par an (hauteur et circonférence). La biomasse des compartiments aériens a été quantifiée pour 24 arbres couvrant l'amplitude des surfaces terrières de chaque traitement (8 arbres par traitement) à 12 mois et 24 mois (IV). Les biomasses de racines fines, moyennes et grosses ont été quantifiées jusqu'à 3 m de profondeur pour 9 arbres (3 arbres par traitement) à 12, 18 et 24 mois (III). La biomasse microbienne a été quantifiée à 4 dates pour différents horizons du sol dans les traitements R et DS par le procédé d'extraction-fumigation (III). Enfin, la présence de macrofaune dans la litière a fait l'objet de simples observations visuelles.



Photo 6 Bacs de collecte des chutes de litière

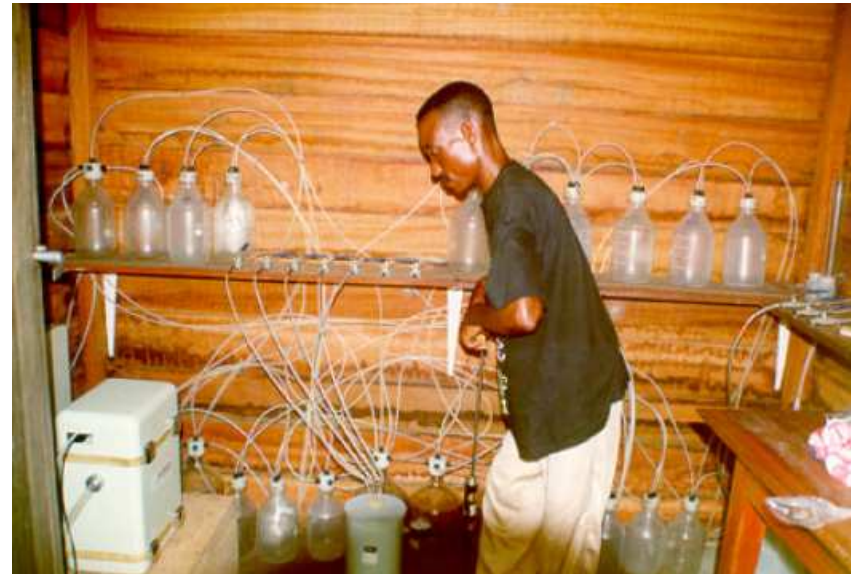


Photo 7 Récolte des solutions de sol dans des bouteilles en verre par bougies poreuses sous tension



Photo 8 Suivi de la respiration du sol avec l'analyseur de gaz LICOR 8100 et mesures de la température et de l'humidité du sol de surface.

Plusieurs dispositifs ont permis de suivre les processus de décomposition de la litière. La décomposition des rémanents d'exploitation a été suivie à partir de 162 sacs en nylon (**Photo 3**) prélevés à une fréquence trimestrielle dans le traitement DS des parcelles A et B (I). D'autre part, la décomposition de l'ensemble de la litière (rémanents d'exploitation et litière de la rotation précédente) a été mesurée à la même fréquence dans 10 quadrats de 2 m² sur les deux parcelles (**Photo 4**). Des prélèvements biannuels ont été réalisés dans trois quadrats du même type avec des rémanents d'exploitation marqués au ¹⁵N (III). Ce matériel végétal provenait d'arbres abattus à l'âge de 4 ans dans un autre dispositif, fertilisés en début de rotation avec de l'ammonitrate enrichi en ¹⁵N dans le cadre de la thèse de Rémy d'Annunzio (2008). Enfin, 72 sacs en nylon contenant des feuilles fraîchement tombées ont été installés à la fin de la première année après plantation dans les différents placeaux de la parcelle A (IV).

Des prélèvements de sols ont été réalisés dans les horizons 0-2,5 cm, 2,5-5 cm, 5-7,5 cm, 7,5-10 cm et 10-15 cm avec une fréquence biannuelle dans les trois quadrats enrichis en ¹⁵N pour le traitement DS (III, **Photo 5**) et sur 3 points dans le traitement R, pour les deux parcelles.

Les chutes de litières ont été collectées toutes les semaines dès qu'elles ont débuté, de mars 2010 à juin 2011, dans 4 bacs installés à différentes distances d'arbres de taille moyenne dans chaque placeau (IV, **Photo 6**).

Les solutions du sol ont été récoltées hebdomadairement d'octobre 2008 à mai 2011 jusqu'à 6 m de profondeur dans les traitements R et DS des parcelles A et B grâce à des plaques lysimétriques et à des bougies poreuses sous tension (II, **Photo 7**), préalablement installés dans le cadre de la thèse de Jean-Paul Laclau (2001).

La respiration du sol a été mesurée toutes les deux semaines de janvier 2009 à juin 2011 dans les traitements R, SWH et DS des 3 blocs de la parcelle A avec un analyseur de gaz portable de type LICOR 8100 (IV, **Photo 8**).

Les analyses statistiques ont été réalisées grâce au logiciel R, les données de respiration ont été traitées avec le logiciel Matlab et la construction des relations allométriques de biomasse avec le logiciel SAS.



Photo 9 Illustration des différences de croissance observées à 18 mois entre le traitement R (sur la gauche) et le traitement DS (sur la droite).

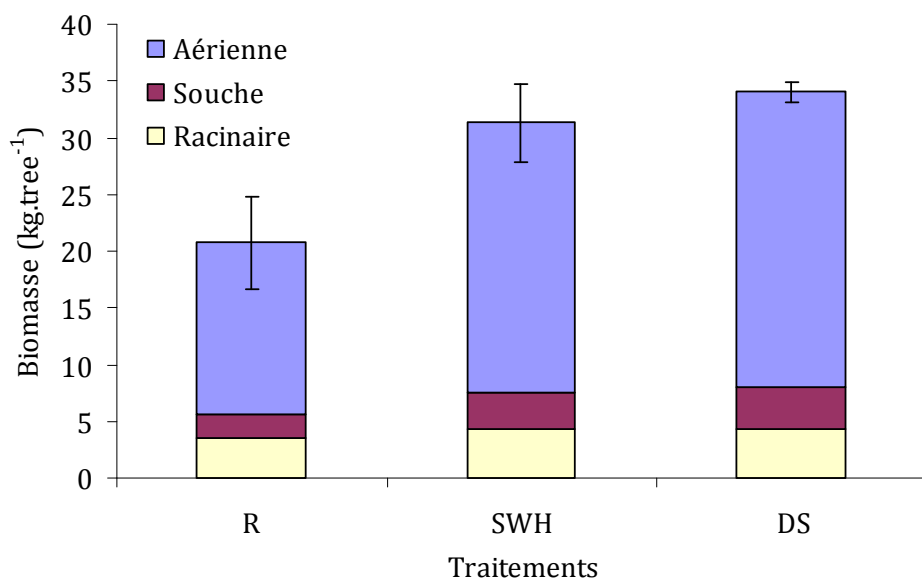


Figure 6 Biomasses aériennes, de souche et racinaires cumulées dans les trois traitements de l'étude à l'âge de 2 ans pour la parcelle A. Les barres d'erreurs s'appliquent au cumul de biomasse.

Modifications de la productivité

La croissance des arbres est fortement modifiée par la manipulation des litières de surface après l'exploitation (**Photo 9**). En comparaison du traitement industriel classique où seul le bois de tronc est exporté (SWH), le retrait de la litière entraîne une baisse de 34% de la production de biomasse totale alors que l'apport de rémanents d'exploitation provoque une augmentation de 9% après deux années de croissance (**Figure 6**). Les niveaux de croissance observés s'avèrent proportionnels aux quantités de matière organique apportées en début de rotation. Des études antérieures ont mis en évidence une relation forte et linéaire entre ces deux variables à partir d'un gradient plus complet de traitements dans lesquels les litières aériennes étaient manipulées (Deleporte *et al.*, 2008 ; Laclau *et al.*, 2010a). Les différences entre traitements sont constantes au cours des deux années d'étude comme l'indique l'évolution des surfaces terrières calculées à partir de six inventaires (IV). En effet, il a été montré précédemment sur le même site que les différences relatives entre traitements ne s'estompaient pas au-delà des deux premières années mais restaient constantes jusqu'à la fin de la rotation (Saint-André *et al.*, 2008). Les inventaires montrent de plus que les variations saisonnières de croissance sont importantes avec des taux d'accroissement aériens fortement réduits pendant les saisons sèches, quels que soient les traitements (IV). Ces quatre mois de saison sèche durant lesquels la pluviométrie est nulle et le rayonnement solaire faible représentent probablement une des limitations majeures du potentiel de productivité de ces sites (Nouvellon *et al.*, 2009).

L'effet des traitements sur la productivité semble également varier en fonction de la fertilité initiale des placeaux. En effet, la variabilité inter-blocs était importante au sein de chaque traitement. Cette variabilité était déjà repérable sur les inventaires de la

rotation précédente alors qu'une gestion homogène (correspondant au traitement SWH) était appliquée à l'ensemble de la parcelle. Ce schéma semble indiquer une variation de la fertilité au sein de la parcelle, assez importante pour se traduire par des différences de croissance. Même si la déclivité était faible dans notre zone d'étude ($< 5\%$), la productivité avant la mise en place de traitements est plus forte pour les placeaux situés dans les parties basses de la parcelle. La topographie peut avoir une influence sur la fertilité avec l'accumulation de litière à la surface des sols suite au ruissellement des eaux et à l'entraînement de particules fines en contrebas. Une relation linéaire relativement bonne ($R^2=0,68$) entre la productivité de la rotation précédente à 12 mois et la quantité de C du sol minéralisé au cours des deux années d'étude (IV) cautionnent l'idée selon laquelle des différences de fertilité au sein de la parcelle sont liées à des différences initiales des stocks de MOS. La compréhension de la variabilité de la production et la recherche d'indicateurs de fertilité au sein du massif d'*Eucalyptus* de Pointe-Noire a récemment fait l'objet d'un travail de thèse (Bikindou, 2012). Il ressort que seulement 30% de la variabilité de la production au sein du massif est expliquée par les caractéristiques physico-chimiques des 30 premiers cm du sol, comprenant les teneurs en matière organique (N&C) et en phosphore, la CEC, la proportion d'argile et le pH. Ce résultat n'est guère surprenant au vu de l'homogénéité édaphique du massif d'*Eucalyptus* ponténégrin et de la place que tiennent les litières dans la fertilité de ces systèmes. Laclau *et al.* (2010a) préconisent d'ailleurs d'utiliser la quantité de litière de surface en complément d'analyses classiques de sol comme indicateur de la productivité potentielle de ces plantations sur sol sableux. De plus, l'historique des différentes parcelles est mal connu (en particulier les incendies successifs) et peut sans doute expliquer en partie la forte variabilité de production observée dans le massif industriel. La comparaison au cours des deux rotations du volume moyen des arbres à l'âge d'un an fait ressortir 1/ une baisse de la croissance lorsque la litière est retirée quelle que soit la fertilité initiale des placeaux, 2/ une stagnation de la croissance lorsque le traitement classique est reconduit quelque soit la fertilité initiale des placeaux, 3/ une augmentation de la productivité lorsque la fertilité initiale était basse mais une stagnation lorsque de la litière est ajoutée dans les placeaux de fertilité initialement élevée (**Figure 7**). Malgré le nombre restreint de répétitions, ces résultats rappellent que

la fertilité de ces systèmes n'est pas uniquement liée aux rémanents d'exploitation et que l'effet de ces derniers est conditionné par la fertilité initiale du sol.

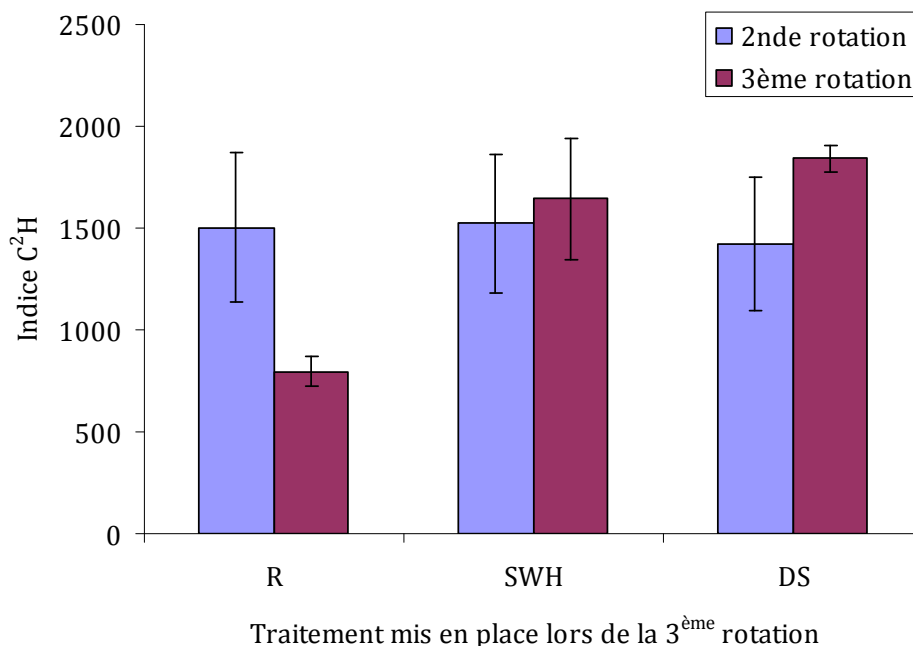


Figure 7 Comparaison de la productivité en seconde rotation et troisième rotation à l'âge d'un an. Les mêmes placeaux sont comparés, pour une gestion industrielle (SWH) en seconde rotation et après la mise en place des différents traitements en troisième rotation.

Conditions édaphiques et pédoclimatiques

L'horizon holo-organique du sol ou litière, est une interface entre l'atmosphère et le sol, régulant l'effet des pluies ou du rayonnement solaire et tamponnant les variations de température et d'humidité (Sayer, 2006). Son élimination entraîne une augmentation de l'évaporation qui se traduit par une baisse de l'humidité du sol à 6 cm de profondeur durant la saison sèche suivant la mise en place des traitements (IV), ainsi qu'à 15 et 50 cm de profondeur (II). L'apport de rémanents n'a en revanche aucun effet notable sur l'humidité du sol comme il a été constaté dans d'autres études (Chemidlin Prévost-Bouré *et al.*, 2010 ; Sayer *et al.*, 2007). Les différences d'humidité entre traitements se dissipent dès la saison des pluies suivante probablement du fait de la croissance rapide des arbres qui prélèvent des quantités importantes d'eau dans le sol et dont la canopée limite l'intensité du rayonnement solaire à la surface du sol. Durant le reste de l'étude, l'effet

tampon de la litière se manifeste par des variations moins rapides de l'humidité du sol dans les traitements avec litière que dans le traitement au sol nu (IV).

Par ailleurs, la manipulation des litières n'a pas eu d'effet significatif sur la température du sol à 10 cm de profondeur (IV), probablement du fait que le rayonnement solaire est faible pendant la saison sèche qui suivait la mise en place des traitements et en raison du développement rapide du houppier à partir du début de la saison des pluies.

Le retrait de la couche protectrice de litière peut également se traduire par une augmentation de la densité apparente de l'horizon superficiel du sol suite à la déstructuration du sol (Sayer, 2006). Des études antérieures ont montré que pour les sols sableux de la région de Pointe-Noire, l'afforestation n'avait pas d'incidence majeure sur la densité apparente des sols en comparaison de l'écosystème initial de savane (Laclau, 2001). A court-terme, les pluies sont en effet susceptibles de détruire les agrégats et d'entraîner la compaction des sols mais cet effet doit être très limité dans la région de Pointe-Noire en raison de la texture très grossière des sols. Il a été considéré dans cette étude que la densité apparente des sols n'était pas significativement modifiée par la manipulation des litières de surface.

La libération des nutriments lors de la décomposition

Les dynamiques de décomposition varient en fonction des rémanents d'exploitation. La décomposition des feuilles est plus rapide que celle des écorces et des branches au cours de la première année, notamment en raison d'une perte importante d'hydrosolubles. La fraction d'hydrosolubles représente 30% de la masse totale de feuilles au début de l'étude contre seulement 8% après une année de décomposition (I). L'activité biologique joue un rôle prépondérant au cours de la seconde année d'étude avec une forte accélération de la décomposition des écorces et des branches, probablement liée à l'action des champignons (I). En effet, suite à la coupe ceux-ci disparaissent de la litière (observation visuelle) et du sol (voir le C/N dans **Figure 8**), probablement en raison de l'augmentation de la température à la surface du sol et/ou de la forte teneur en polyphénols des litières fraîches d'*Eucalyptus* (III). Cet effet biologique contrebalance les différences de décomposition liées à la composition des rémanents et les taux de décomposition sont finalement similaires entre les différents types de rémanents après

deux années de mesure (I). Le climat ne semble pas jouer de rôle essentiel dans la décomposition des rémanents d'exploitation au vu de la régularité observée au cours des saisons. Même si la hiérarchisation des facteurs contrôlant la décomposition en milieu tropical fait toujours l'objet de débat (Powers *et al.*, 2009), le rôle majeur des décomposeurs a été souligné dans de récentes études menées dans ce domaine (Coq *et al.*, 2010 ; Wall *et al.*, 2008 ; Yang & Chen, 2009).

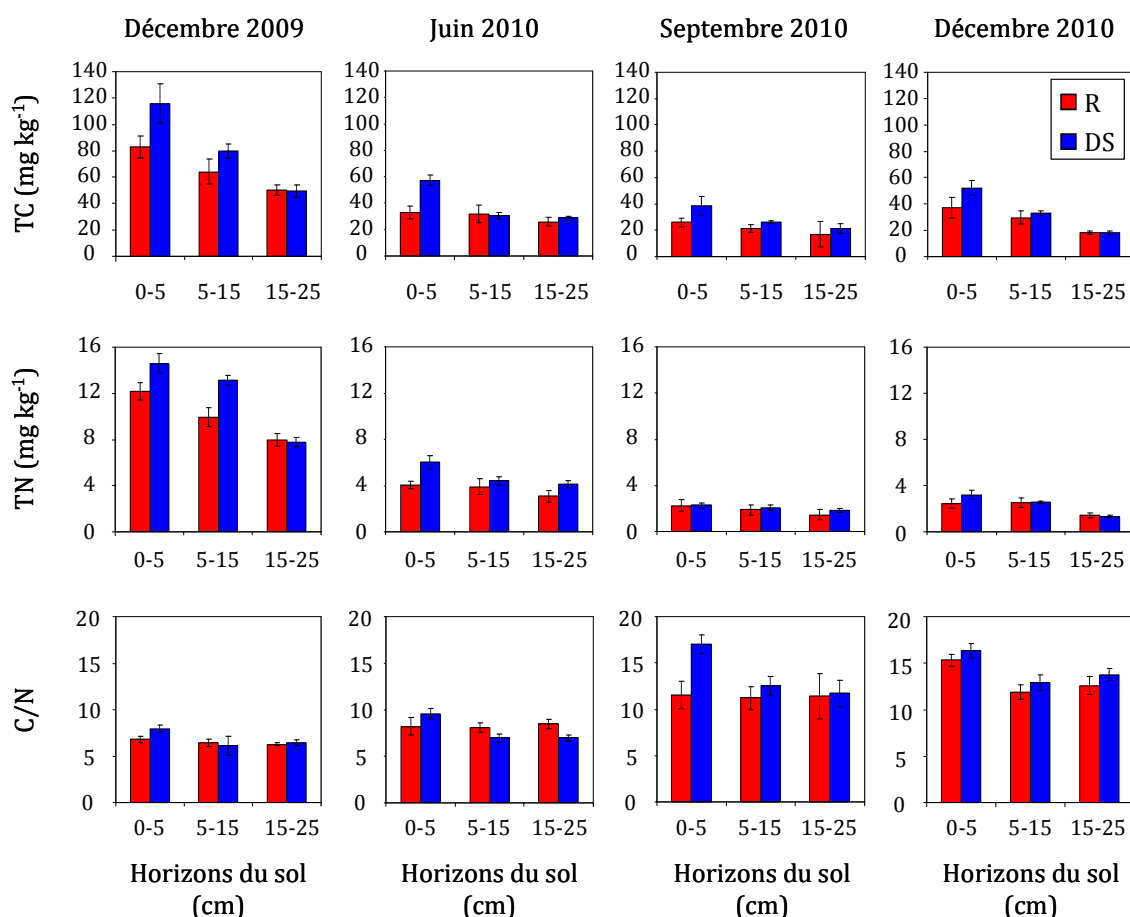


Figure 8 Carbone total microbien (TC), N total microbien (TN) et C/N microbien en fonction de la profondeur pour les traitements R (*removed*) et DS (*Double slash*) à quatre dates au cours des deux premières années après l'installation des traitements.

La dynamique de décomposition des différents rémanents varie également en fonction de la méthodologie utilisée (**Figure 9**). Lorsque les rémanents ne sont pas confinés dans des sacs de nylon, le limbe des feuilles est partiellement consommé par des chenilles de microlépidoptères au cours des six premiers mois qui suivent l'exploitation. Ainsi une part importante des feuilles intègre rapidement la partie inférieure de l'horizon organique soit sous forme de boulettes fécales soit sous forme de fragments végétaux (III). Malgré la réalisation d'ouverture sur la face supérieure des sacs de nylon, la densité de chenilles observée reste moins importante que dans l'environnement non confiné mais surtout les fragments de limbe de feuilles sont retenus dans le sac au lieu de descendre par gravité dans la partie inférieure de l'horizon organique. La vitesse de décomposition des fragments de feuilles est probablement supérieure au niveau de l'interface organo-minérale, plus propice à la minéralisation, que dans la partie supérieure de l'horizon organique en raison notamment d'une humidité plus forte (Conn & Dighton, 2000). Ainsi, le temps de résidence moyen des feuilles pourrait être surestimé avec la méthode des sacs, comme il a été démontré par Cotrufo *et al.* (2010) en comparaison avec d'autres méthodes d'estimation des vitesses de décomposition. A l'inverse, la décomposition des écorces est plus rapide au cours de la seconde année en milieu confiné que dans le suivi en quadrat (**Figure 9**). Ce résultat est d'autant plus surprenant que tout fragment d'écorce inférieur à 1 cm est systématiquement exclu de la classe des écorces dans le dispositif non confiné. Le mélange intime des différents rémanents au sein des sacs a donc un effet positif sur la décomposition des écorces en comparaison avec le système non confiné dans lequel de longues bandes d'écorce restent dans la partie supérieure de l'horizon organique alors que les fragments de feuilles se retrouvent intégrés dans la partie inférieure de celui-ci. Dans un article de synthèse, Gartner et Cardon (2004) montrent que dans 67% des cas, la perte de masse totale de mélanges de litières divergent de la somme des pertes de masse individuelles de chacune des litières présentes dans les dits mélanges. Cet effet non additif du mélange de litière sur la perte de masse est dans la plupart des cas positif, ce qui revient à une augmentation générale de la décomposition dans le cas de mélanges. Dans notre étude, la décomposition totale des rémanents d'exploitation est au moins aussi forte dans les sacs que dans les quadrats non confinés après deux ans de suivi (**Figure 9**).

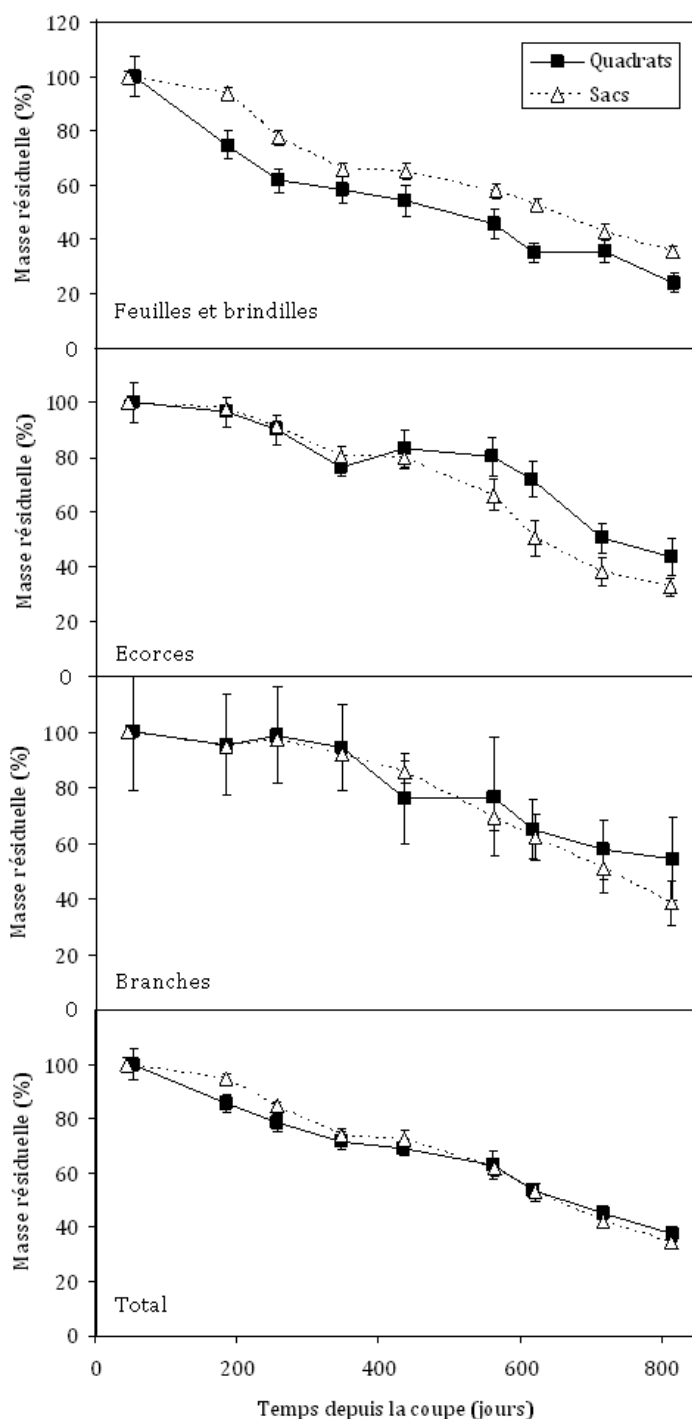


Figure 9 Comparaison des dynamiques de perte de masse des résidus d'exploitation par quantification dans les quadrats (carrés noirs) et par confinement en sacs de nylon (triangles blancs). Les valeurs des deux parcelles ont été moyennées.

Si l'on ajoutait dans le dispositif confiné la part de fragments grossiers de rémanents intégrés à la litière sous jacente, il est probable que la décomposition serait alors supérieure dans les sacs. Même si la décomposition des branches n'est pas influencée par le type de dispositif, les dynamiques des feuilles et des écorces montrent qu'un biais important du dispositif en sac est la modification de la mobilité du matériel végétal en décomposition au sein de l'horizon organique. Ce biais est susceptible d'entraîner un effet synergique entre rémanents du à un mélange trop intime entre ces derniers, égalant ou surpassant l'effet de l'exclusion d'une partie de la pédofaune.

La dynamique de libération de N a fait l'objet d'une attention particulière dans cette thèse en tant que principal élément limitant la croissance des *Eucalyptus* au Congo (Bouillet *et al.*, 2004 ; Laclau, 2001). Le suivi en sac de nylon montre que N est fortement retenu dans les différents types de rémanents en comparaison du C, probablement par immobilisation microbienne (I). Il en résulte une baisse progressive du ratio C/N, comme observé classiquement pour les matériaux en décomposition. Cela est particulièrement vrai pour les écorces et les branches qui ne participent quasiment pas à la libération de N dans le système au cours des deux années de suivi (I, III). Malgré les pertes rapides d'hydrosolubles durant la première année, seulement 19 % du N des feuilles est perdu durant la première année de décomposition contre 46 % au cours de la seconde année dans les sacs (I). Une partie de ce N est transféré au cours de la première année par lessivage à partir de la litière et descend au-delà d'1 m de profondeur comme le montre le $\delta^{15}\text{N}$ des solutions de sol (III). Les différences de flux de N dissous entre traitements R et DS suggèrent que l'azote est principalement perdu sous forme d'ammonium dans le profil de sol (III). Ainsi, les 9 % de ^{15}N non recouverts dans la litière ou les 15 premiers centimètres du sol à l'issue de la première année correspondent probablement à cet azote inorganique réparti dans le profil de sol (III). La rétention de N dans les feuilles permet donc de limiter les pertes de N par drainage profond au cours de la première année même si les flux de N dissous restent faibles à 4 m de profondeur tout au long des deux années de suivi (II). Le développement des racines d'*Eucalyptus* au sein même de la litière (**Photo 10**) contribue à limiter fortement les risques de perte par drainage du N en provenance des feuilles au cours de la seconde année comme indiqué par la baisse drastique du $\delta^{15}\text{N}$ (III) et des flux de N inorganique dissous (II) dans les lessivats de litière. La présence d'un mat racinaire au sein de l'horizon organique,

60

permettant un prélèvement direct des nutriments au cours de leur libération, a été décrit pour des forêts tropicales limitées en nutriments (Vitousek & Sanford, 1986) et pour les plantations d'*Eucalyptus* du Congo (Laclau *et al.*, 2004).

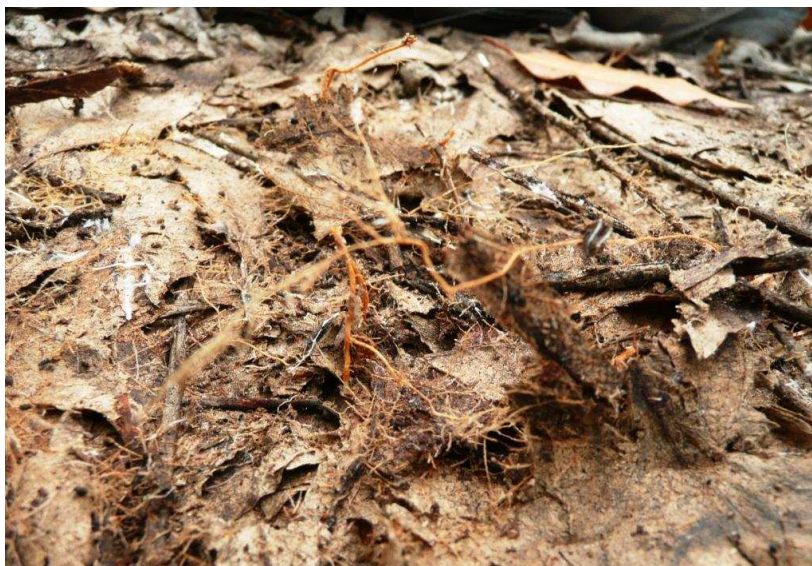


Photo 10 Colonisation de la litière par les racines d'*Eucalyptus* au cours de la seconde année après plantation.

Par ailleurs, la dynamique de N au sein de la litière est marquée par des échanges entre rémanents. Les écorces montrent une aptitude particulière à accumuler du N provenant des feuilles (I,III) même si les tendances temporelles divergent entre les deux dispositifs de suivi de la décomposition. L'accumulation de N dans les écorces a principalement lieu au cours de la première année dans les quadrats, indiquant probablement une libération plus rapide de N des feuilles dans ce dispositif (III). L'association de rémanents marqués et non marqués dans le suivi en sac permet d'observer des mouvements bilatéraux et simultanés de N entre les différents types de rémanents au cours de la seconde année (I). Certains indices suggèrent que ces transferts de N sont le fait de champignons mycéliens (I). De manière surprenante, les transferts bruts de N entre écorces et branches d'une part ainsi qu'entre feuilles et branches d'autre part sont relativement équilibrés, impliquant des transferts nets nuls entre ces classes de rémanents. Le seul transfert net positif concerne le couple feuilles/écorces avec des flux bruts plus importants à partir des feuilles vers les écorces

que l'inverse (I). Le schéma théorique de transferts nets de N entre composantes de la litière en faveur des composantes les plus pauvres en N (Briones & Ineson, 1996 ; Hättenschwiler *et al.*, 2005) est ainsi partiellement remis en question pour des composantes de litière aux différences de composition très marquées. De plus, l'amplitude des transferts bruts semble autant influencée par le statut azoté des rémanents sources de N que par celui des rémanents puits, ce qui contraste avec les résultats de Schimel et Hättenschwiler (2007) pour lesquels seul un effet source était constaté pour des mélanges de feuilles. Ces résultats suggèrent que le statut azoté de la source contrôle la quantité de N disponible pour le transfert selon la théorie de la minéralisation actualisée par Schimel et Bennet (2004) mais que la capacité limitée d'un puits à recevoir du N conditionne la quantité effective de N transféré. Ainsi, lorsque les différences de composition entre composantes de la litière sont faibles (i.e. feuilles de différentes qualités), l'effet puits n'est pas observable, *a contrario* des mélanges entre feuilles, branches et écorces pour lesquels les compositions sont beaucoup plus tranchées. Des études complémentaires devraient être menées pour définir la capacité d'un puits à recevoir de l'azote provenant d'un compartiment source. Il pourrait s'agir d'un effet biologique tel qu'une saturation de la capacité des microorganismes associés au puits à immobiliser du N, ou d'un effet physico-chimique lié à la composition même des puits. La localisation du N accumulé dans la fraction soluble pour les branches dans notre étude (I) ainsi que dans une étude menée sur des mélanges de litières de feuilles (Maisto *et al.*, 2011) supportent la première hypothèse alors que l'accumulation dans la fraction cellulosique pour les écorces (I) ou dans la fraction lignine dans d'autres études tendraient plutôt à accréditer la seconde hypothèse (Berg & Laskowski, 2005). Quoiqu'il en soit, ces échanges ne représentent pas un mécanisme important de rétention de N dans la litière puisque pour la plupart d'entre eux, ils sont bilatéraux et équilibrés.

Flux de nutriments libérés par la décomposition dans le profil de sol

Les flux de nutriments mis en solution au cours de la première année après la plantation nous renseignent sur leur libération et peuvent être considérés comme un indice de leur disponibilité pour les plantes. En effet, le prélèvement par les arbres en cours de première année est faible au vu du développement racinaire (Antoine Versini, données

non présentées ; Bouillet *et al.*, 2002). Les quantités de N, K, Ca, Mg, Na et Cl laissée dans le traitement R lors de l'exploitation (racines) représentent respectivement 6, 6, 9, 11, 14 et 13 % des quantités de nutriments présents dans la MO du traitement DS après la coupe (racines, litière et rémanents). Pour le traitement DS, les quantités apportées de K, Na et Cl avec les rémanents sont très élevées au regard de ce qui est déjà présent dans la litière accumulée lors de la rotation précédente alors que les quantités dans les rémanents restent importantes par rapport au stock dans la litière au sol avant coupe rase mais dans une moindre mesure pour les éléments N, Ca et Mg (II). En effet, le premier groupe d'éléments, notamment impliqués dans la régulation osmotique des cellules (Battie-Laclau *et al.*, 2012), est rapidement lessivé comme en témoigne l'amplitude des flux en solution au cours de la première année après coupe rase (II). Par contre, Ca et Mg, réputés pour être peu mobiles à l'intérieur même des arbres (Laclau *et al.*, 2001), sont probablement plus fortement liés à la matière organique alors que N est rapidement immobilisé au sein de l'horizon organique (I, III). Ainsi, la libération de N, Ca et Mg est plus lente que celle de K, Na et Cl dont plus de la moitié du stock initialement contenu dans l'horizon organique de surface est retrouvé jusqu'à 2 m de profondeur dès la première année (II). Le Ca et Mg libérés à partir de l'horizon organique au cours de la première année semblent principalement retenus dans les 15 premiers centimètres du sol (II). Une partie du N contenu dans les rémanents est transféré par lessivage au cours de la première année, probablement sous forme de NH_4^+ vers l'horizon de surface avant d'être partiellement transformé en NO_3^- par les communautés nitrifiantes dans les 15 premiers centimètres du sol. Les teneurs en ^{15}N des solutions montrent que le N issu des rémanents représente environ 25 % du N en solution sous l'horizon organique pour seulement 8 % à 1 m de profondeur (III). Cependant, la majeure partie du N inorganique est produit dans les 15 premiers centimètres du sol comme l'illustrent les forts flux de nitrates observés à la base de cet horizon pour les deux traitements (II). Les pertes de nutriments par drainage sont très faibles à 4 m de profondeur au cours de la première année malgré un prélèvement par les arbres probablement faible (II). Les flux pour les éléments les plus mobiles comme NO_3^- , Cl^- ou Na^+ diminuent fortement entre 2 et 4 m de profondeur bien que ces sols soient caractérisés par une très faible capacité d'échange (Mareschal *et al.*, 2011). La profondeur de ces sols apparaît comme un atout majeur pour la conservation des nutriments dans cet écosystème car l'important volume de sol

traversé par les solutions avant de sortir du système compense la faible capacité d'échange du sol. De plus les transferts de cations et d'anions dans ces sols sont bien plus lents que les transferts hydriques, comme observé par Maquère (2008) dans des sols sableux profonds au Brésil, ce qui laisse le temps aux racines des arbres de se développer et permet aux forts besoins nutritifs pour la constitution du houppier de coïncider avec la présence de racines dans des horizons profonds où de relativement grandes quantités de nutriments ont été transférées par les eaux gravitaires. L'arrivée de la saison sèche qui stoppe les flux descendants de nutriments en solution permet donc à l'*Eucalyptus* d'étendre son réseau racinaire au-delà de 3 m de profondeur et de prélever les nutriments en profondeur lors de la reprise des pluies. C'est donc une interaction complexe entre paramètres climatiques, physiques et chimiques du sol, mais aussi de facteurs biologiques qui est à l'origine de cette conclusion inattendue : les sols sableux du littoral congolais ne sont pas le siège de pertes significatives par drainage lors de coupes rases des plantations d'*Eucalyptus*. Les conséquences agronomiques et environnementales de cette observation sont importantes.

Le rôle des nutriments libérés sur la croissance des arbres

Les flux de nutriments en solution baissent drastiquement la seconde année après plantation dans les deux traitements, indiquant un prélèvement massif par les arbres (II). La baisse est également observée dans les lessivats sous l'horizon organique pour le traitement DS avec le développement du mat racinaire au sein même de cet horizon. Les arbres développent un réseau très dense de racines fines qui pénètrent à l'intérieur même du matériel végétal en décomposition (Laclau *et al.*, 2004). Ces racines sont fortement mycorhizées (Agnès Robin, communication personnelle), ce qui permet probablement aux arbres d'augmenter leur compétitivité face aux microorganismes pour l'acquisition de N au sein de la litière (Schimel & Bennett, 2004). L'idée d'un prélèvement direct du N dans la litière est supportée par les valeurs très faibles de ^{15}N dans les lessivats de l'horizon organique en cours de seconde année avec une contribution des rémanents estimée à 5 % du N lessivé à partir de l'horizon organique (III). Le ^{15}N transféré sous forme dissoute au delà de 15 cm de profondeur au cours de la première année correspond probablement en grande partie au ^{15}N non recouvert dans les bilans effectué à 6 mois, 1 an et 1 an et demi (III). Mais le taux de recouvrement de 95

% du ^{15}N à la fin de l'étude impliquant la biomasse des arbres, indique que la majeure partie du ^{15}N transféré en profondeur au cours de la première année est prélevée par les arbres au cours de la seconde année (III).

D'après la quantité de ^{15}N dans les arbres après deux ans, la décomposition des rémanents fournit environ 40 % du stock de N contenu dans les arbres du traitement DS à la fin de la l'étude (III). Il est intéressant de noter que la différence de stocks de N entre les deux traitements est de 36 % (**Figure 10**) et que celle de biomasse est de 43 % (**Figure 6**). Cependant, la minéralomasse de N dans les arbres des deux traitements après deux ans représente seulement la moitié environ du N minéral produit ou apporté (**Figure 10**). En effet, la minéralisation de la MOS et l'apport par fertilisation ont libérés au total dans le sol $7,3 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour $7,1 \text{ g N m}^{-2}$ accumulée dans la biomasse du traitement R à deux ans. Dans le traitement DS, les même flux auxquels il faut ajouter les valeurs en provenance des rémanents représentent $11,0 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour $11,2 \text{ g N m}^{-2}$ dans la biomasse (**Figure 10**). Ce résultat suggère que les arbres ne prélèvent pas la totalité de N qui semble pourtant disponible. Le même constat est réalisé pour les autres nutriments avec des flux dissouts observés lors de la première année plus importants que la minéralomasse des arbres à deux ans (II). Ces nutriments ne sont pas pour autant perdus par drainage au cours de la seconde année, ce qui laisse penser que ceux-ci sont plus ou moins fortement adsorbés sur le complexe d'échange dans un volume considérable de sol jusqu'à 4 m de profondeur, bien que les valeurs de CEC soient très faibles pour ces sols. Les nutriments sont probablement progressivement libérés dans la solution du sol et peuvent ainsi être prélevés par les arbres. Le seul élément pour lequel les valeurs de flux en solution au cours de la première année sont inférieures à celles de la minéralomasse à deux ans dans les deux traitements est le Ca, suggérant que cet élément pourrait être un des facteurs limitant la croissance des arbres (II). D'ailleurs, le ratio Ca :Mg des feuilles dans le traitement DS (2,7) est nettement plus proche du niveau optimum de croissance défini pour des *Eucalyptus grandis* en Afrique du sud (3,3; Herbert, 1996) que celui du traitement R (1,4). En fait, même si N a été reconnu comme principal élément limitant la productivité des plantations à partir de plans factoriels de fertilisation dans des parcelles gérées de façon classique (parmi N, P et K ; Bouillet *et al.*, 2004), il est possible que la réponse des arbres à la manipulation des litières soit induite par d'autres éléments qui deviendraient limitants.

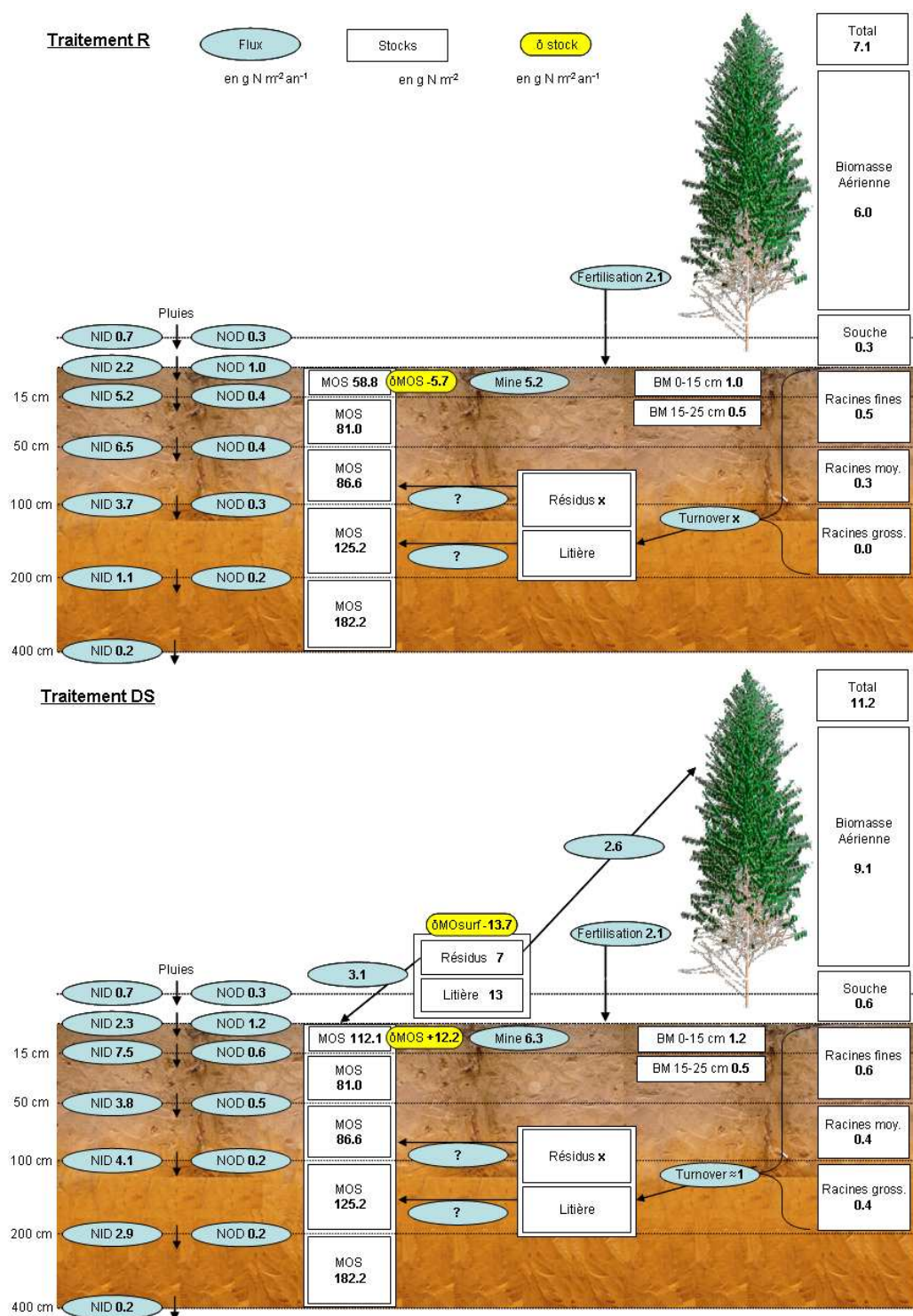


Figure 10 Principaux flux du cycle de N dans les sols des traitements R et DS de la parcelle A et stocks dans les différents compartiments de l'écosystème en juin 2011 (fin de l'étude, sauf pour les stocks résidus souterrains qui sont initiaux). Les flux indiqués correspondent aux valeurs moyennes mesurées ou estimées entre mars 2009 et juin 2011, rapporté à une durée d'une année.

Notamment, la libération massive de K dans le traitement DS dès le début de la rotation pourrait favoriser la croissance et un ratio optimal de N:K a d'ailleurs été trouvé dans les feuilles du traitement DS (3,5) contrairement au traitement R dans lequel K semble limitant (4,4) toujours d'après les diagnostics foliaires d'Herbert (1996). Les éléments K et Ca jouent des rôles majeurs dans le fonctionnement physiologique des plantes et influencent fortement la xylogénèse (Fromm, 2010). De plus, la plupart des plans factoriels de fertilisation ont été conduits en première rotation et il est possible que les stocks initiaux de K, Ca, Mg et d'oligo-éléments dans les sols de savane soient suffisants pour assurer de fortes productions sur quelques rotations d'*Eucalyptus* mais que de fortes exportations avec la biomasse rendent certains de ces nutriments fortement limitants par la suite. En outre, la sylviculture ayant changé au Congo, les apports de P et K qui étaient réalisés dans le passé n'ont plus lieu, ce qui contribue probablement à rendre négatif le bilan de K dans le sol au cours des rotations actuelles. Ainsi, plusieurs éléments pourraient être impliqués dans la limitation de la croissance observée dans le traitement R par rapport au traitement DS. Une carence initiale d'éléments, tels que K ou Ca, pourrait être relayée par une déficience de N à partir de la seconde ou de la troisième année de croissance.

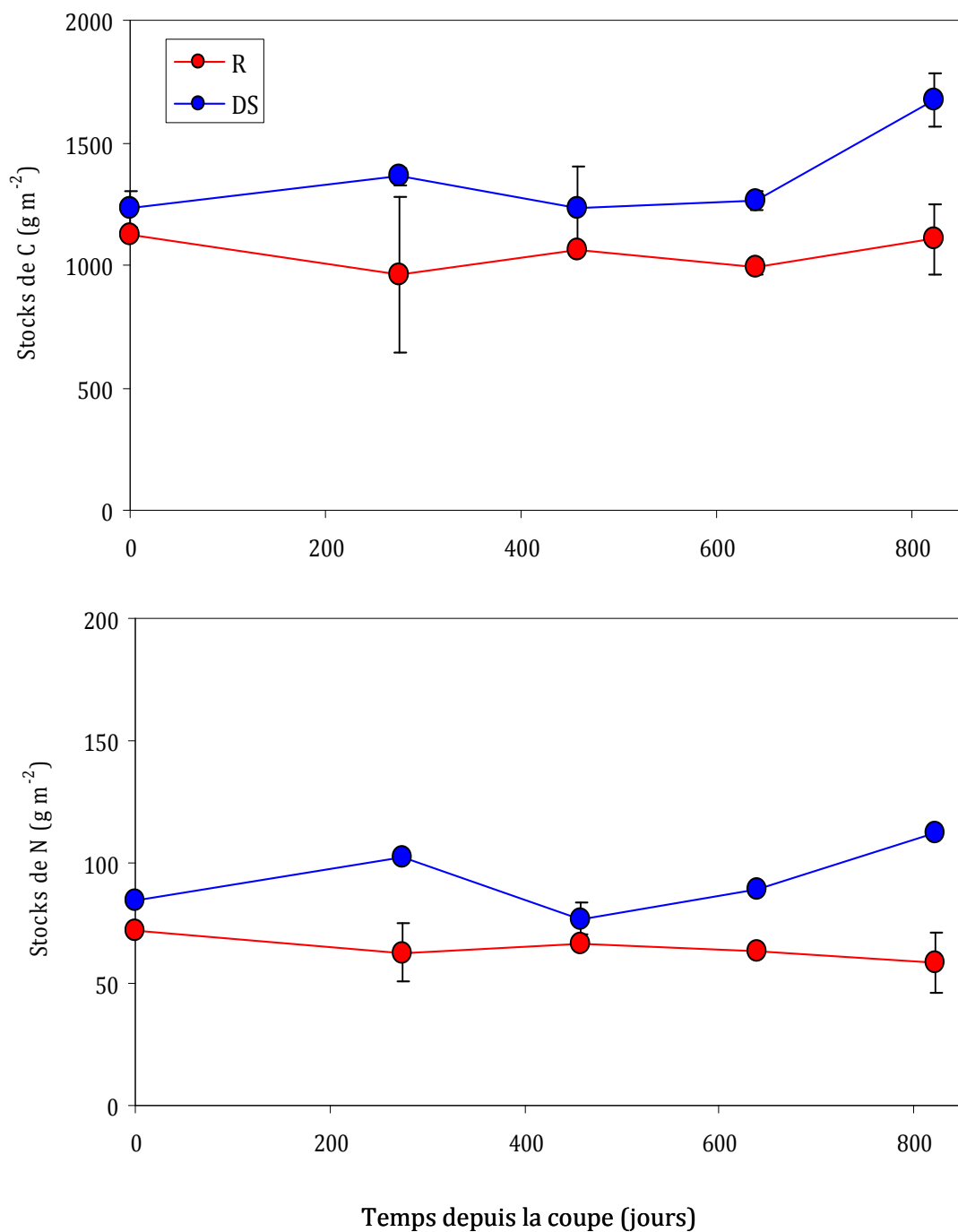


Figure 11 Evolution des stocks de C et de N dans le sol de surface (0-15 cm) des traitements R et DS au cours de l'étude. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard entre les deux parcelles.

La MOS constitue le pilier central de la fertilité des sols tropicaux (Zech *et al.*, 1996) et une modification de la quantité ou de la qualité de la MOS est donc susceptible de compromettre à moyen et long terme la durabilité de ces plantations. Les analyses de sol de surface (0-15 cm) réalisées au cours des deux années de suivi révèlent une baisse non significative des stocks de C et de N dans le traitement R (**Figure 11**). Les variations de stocks sont plus importantes pour le traitement DS, probablement en raison d'apports ponctuels de MO en provenance de la litière sus-jacente. L'intégration dans le sol de surface du ^{15}N issu des rémanents se fait probablement principalement sous forme de MO particulaire au vu des faibles valeurs de NOD et de la migration très lente de la majeure partie de ce ^{15}N dans les 15 premiers cm du sol en comparaison des flux de ^{15}N en solution (III). Ces flux de ^{15}N montrent que la saison des pluies conduit à une forte accumulation de MO à l'interface organo-minéral (0-2,5 cm), qui est ensuite transportée avec les pluies vers les horizons inférieurs (2,5-15 cm) durant le reste de l'année (III). La présence d'un mécanisme de transfert de MO sous forme particulaire est attestée par une augmentation des stocks de C dans les 10 premiers cm du sol, impliquant principalement les fractions grossières ($>50\ \mu\text{m}$), après afforestation des savanes au Congo lorsque les plantations n'ont pas subi d'incendies accidentels (D'Annunzio *et al.*, 2008).

Le retrait de la totalité de la litière entraîne une baisse de $5,7\ \text{gN m}^{-2}\ \text{an}^{-1}$ dans l'horizon 0-15 cm du traitement R, qui bien que non significative semble cohérente avec les $5,2\ \text{gN m}^{-2}\ \text{an}^{-1}$ mesuré par Nzila *et al.* (2002) pour des flux de minéralisation *in situ* dans une parcelle adjacente entre 7 et 24 mois après la mise en place d'un traitement identique et avec les $5,2\ \text{gN m}^{-2}\ \text{an}^{-1}$ estimés pour les flux de N inorganiques dissous à 15 cm de profondeur (II, **Figure 10**). Sur l'ensemble de la période d'étude, cela implique une perte d'environ 18 % du stock initial de N dans l'horizon en question. Une telle perte est à même de fortement compromettre la disponibilité en N pour le reste de la rotation puisque le stock de N contenu dans les fractions grossières ($>50\ \mu\text{m}$), généralement considéré comme la partie la plus labile, représente environ 25 à 30% du stock total de N pour l'horizon 0-10 cm dans les plantations d'*Eucalyptus* du massif ponténégrin (D'Annunzio *et al.*, 2008).

Traitement DS

The diagram illustrates the biomass flows and soil layers for the DS treatment. It shows a vertical profile of the soil with layers at 15 cm, 50 cm, 100 cm, 200 cm, and 300 cm depths. Inputs include rain (Pluies) and litter (Litière). Outputs include litter (Litière), residues (Résidus), and chutes (Chutes). Biomass flows are shown in ovals, and soil layers are shown in rectangles. A tree is shown on the right, with its biomass (Biomasse Aérienne) and root biomass (Racines) indicated.

Layer / Component	Value
Pluies	3
COD 3	3
COD 41	41
COD 12	12
COD 9	9
COD 3	3
COD 3	3
MOS 1675	1675
MOS 1328	1328
MOS 1386	1386
MOS 1964	1964
MOS 2801	2801
Litière	524
Résidus	1752
Chutes	70
BM 0-15 cm	11
BM 15-25 cm	4
Résidus	196
Litière	196
Turnover	92
Chutes	61
Biomasse Aérienne	1043
Souche	144
Racines	100
Racines	12
Racines	44
Racines	19

Traitement R

Flux
en g C m² an⁻¹

Stocks
en g C m²

δ stock
en g C m² an⁻¹

Pluies

COD 3

COD 13

COD 4

COD 3

COD 2

COD 2

MOS 1105

MOS 1328

MOS 1386

MOS 1964

MOS 2801

Chutes 60

BM 0-15 cm 8

BM 15-25 cm 4

Résidus 196

Litière

Chutes 50

Turnover 70

R_H = 447

207

16

224

R_A = 310

Biomasse Aérienne 604

Souche 84

Racines 87

Racines 18

Racines 23

Racines 14

5

67

6 MOS -8

70

Dans le traitement correspondant au doublement des rémanents, l'augmentation du stock de N du sol de surface est issu pour 25% des rémanents (**Figure 10**) d'après les valeurs de ^{15}N dans cet horizon (III). La litière de la rotation précédente doit fortement contribuer à l'augmentation des stocks de N dans l'horizon supérieur du sol étant donné son degré avancé de décomposition et sa proximité directe avec l'horizon A (III). En effet, 55 % des pertes de N de l'horizon organique ne sont pas liés aux rémanents (**Figure 10**). Pour autant, il est difficile d'estimer quelle proportion des pertes du N initialement contenu dans la litière de la rotation précédente se trouve dans le sol plutôt que dans les arbres à la fin de la période d'étude. Toutefois, le bilan de N dans la biomasse des arbres étant bouclé, on peut penser que la décomposition de la litière de la rotation précédente participe de façon plus importante à la formation de MOS qu'à la nutrition des arbres au cours des deux premières années après coupe rase. Les racines de la rotation précédente contribuent probablement très peu à la formation de MOS et à l'augmentation des stocks de N. En effet, même si 28 % des racines fines, 20 % des racines moyennes et 10 % des racines grossières se trouvent dans les 10 premiers centimètres du sol à la fin de la rotation précédente (Antoine Versini, données non présentées), cela ne représente au total qu'environ $0,6 \text{ gN m}^{-2}$ dont la majeure partie doit être rapidement minéralisée.

Concernant l'évolution des stocks de C du sol suite à la mise en place des traitements, on obtient des tendances légèrement différentes avec l'approche de partitionnement des flux (IV) et la mesure directe de variation des stocks de C dans les 15 premiers centimètres du sol (**Figures 11 et 12**). Etant donné les variations à l'intérieur de la parcelle forestière étudiée de stocks de MOS évoqués plus haut, seules les valeurs de flux du bloc 1 sont prises en compte dans cette synthèse (**Figure 12**). La diminution des stocks de C du sol estimée à $135 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour l'ensemble du profil avec l'approche "flux" contre seulement $8 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour les 15 premiers cm du sol avec une approche "stock" pour le traitement R (**Figure 12**). De la même façon, une perte de $20 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ est attendue avec l'approche "flux" alors qu'on observe finalement une hausse de $198 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ dans les 15 premiers cm du sol (**Figure 12**).

Même si l'approche "stock" ne prend en compte que les 15 premiers centimètres du sol alors que l'approche "flux" se rapporte à l'ensemble du profil de sol, il semblerait que

l'approche "flux" tende à surestimer fortement la contribution de la MOS au flux de CO₂ du sol. Cependant, la forte augmentation des stocks de C dans le traitement DS à la dernière date (**Figure 11**) est localisée dans l'horizon 0-2,5 cm et est probablement imputable à une entrée de MO particulière. En considérant une valeur moyenne (sur la période d'étude) pour l'horizon 0-2,5 cm à cette dernière date, on obtient alors un gain de seulement 23 g C m⁻² an⁻¹ par l'approche "stock". Ce qui pourrait indiquer que le stock de C a eu le temps de se renouveler dans les 15 premiers cm du sol mais reste légèrement déficitaire dans les horizons inférieurs. Concernant le traitement R, les différences entre les deux approches sont plus profondément marquées et même en reportant la baisse de stock observée pour les 15 premiers cm du sol au premier mètre de sol, on reste loin des valeurs estimées par l'approche "flux". Il est surprenant de constater que les stocks de C n'ont quasiment pas évolués au cours du temps dans l'horizon 0-15 cm qui est pourtant le plus riche en MOS et où la biomasse microbienne est à son niveau le plus élevé. Avec la technique de partitionnement des flux, une surestimation de cette ampleur de la contribution de la MOS est difficilement envisageable car 1/ la respiration autotrophe représente déjà le tiers des flux de C alors même que les arbres sont très jeunes, notre méthode d'estimation des flux aurait plutôt tendance à surestimer la part autotrophe comme Marsden *et al.* (2008) l'ont démontré en comparant avec la technique du "trenched plot", 2/ il ne reste que 30 % des racines en décomposition de la rotation précédente après deux ans, majoritairement des racines grossières, 3/ le taux de renouvellement de la biomasse racinaire a été fixé à 2, ce qui est déjà relativement élevé pour ce type d'écosystème (Jourdan *et al.*, 2008). Nous pensons donc que la baisse du stock de C estimée par partitionnement dans le traitement R doit se répartir sur une large partie du profil de sol, limitant ainsi sa détection par des mesures directes de stock dans le sol.

L'apport de MO fraîche à la surface du sol entraîne une forte augmentation de la quantité de COD dans les lessivats de litière du traitement DS, en comparaison avec le traitement R (**Figure 12**). La différence reste marquée jusqu'à 1 m de profondeur même si à partir de 15 cm la majorité du COD proviendrait de l'horizon minéral du sol de surface plutôt que de la litière elle-même (II). Même si une grande partie de ces flux est probablement adsorbée sur les (hydro-) oxydes de fer et d'aluminium comme le suggère

la baisse de leur taux d'aromaticité et les très faibles pertes par drainage à 2 m de profondeur (II), les quantités de C apportées sont négligeables au regard des stocks de C dans le sol (**Figure 12**). Ces flux peuvent en revanche jouer un rôle important dans le fonctionnement du sol, notamment en activant les communautés microbiennes dans le sol qui peuvent alors augmenter la minéralisation de la MOS, i.e. mécanisme de *priming effect*. Le partitionnement des flux de C dans le sol montre que l'effet de la manipulation des litières sur la minéralisation de la MOS n'est pas quantitativement très important (IV). Cependant, l'absence de *priming effect* dans les traitements ayant reçu des rémanents ne peut pas être validée en raison d'une forte variabilité spatiale entre les blocs. En effet, si nous analysons séparément les résultats en fonction de la "fertilité initiale" des placeaux, nous constatons que les flux ne sont pas modifiés par les traitements lorsque la fertilité est haute mais qu'un *priming* d'environ 30 % pourrait être envisagé pour les placeaux les plus pauvres en MOS (**Figure 13**).

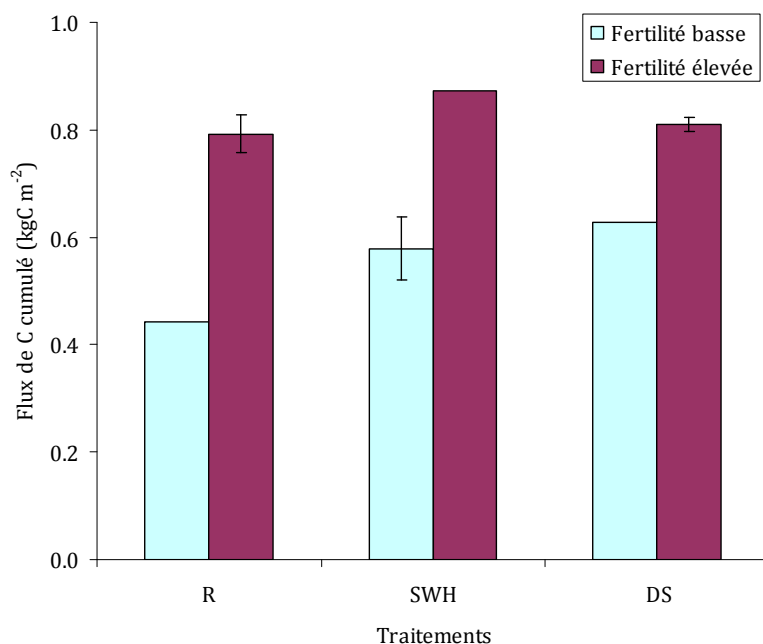


Figure 13 Minéralisation annuelle de la MOS dans les trois traitements en fonction du niveau de fertilité initiale des placeaux mise en évidence par la productivité des arbres au cours de la rotation précédente. La minéralisation de la MOS est ici estimée à partir d'un partitionnement des flux de C respiré sur une période légèrement supérieure à deux ans (IV). Une seule répétition est valable dans les blocs de fertilité basse pour les traitements R et DS et dans le bloc de fertilité élevée pour le traitement SWH.

Cette tendance est cohérente avec les résultats d'autres études qui suggèrent que plus la croissance des microorganismes est limitée en nutriment ou en énergie, plus la réponse à l'apport de MO fraîche est forte (Fontaine *et al.*, 2003 ; Hamer & Marschner, 2005 ; Kuzyakov *et al.*, 2000). Cette possibilité de *priming effect* dans le bloc le moins fertile pourrait expliquer la baisse drastique des stocks de N observée pour les 15 premiers centimètres du sol dans le traitement DS du même bloc au cours de la première saison des pluies suivant le doublement des rémanents (III). A la même époque, on observe simultanément 1/ de forts flux de NH_4 et de DOC provoqués par l'apport des rémanents et la reprise des pluies (II), 2/ une forte stimulation de la biomasse microbienne liée à la coupe et à l'apport de litière comme en témoignent les différences significatives de C et de N microbiens entre les deux traitements (**Figure 8**) et 3/ une augmentation très rapide ("flush") de la respiration du sol pour les traitements ayant reçu des rémanents (IV). L'effet de l'apport de MO labile sur la minéralisation de la MOS a été étudié pour des sols (horizon 0-5 cm) prélevés dans nos deux parcelles juste avant la mise en place des traitements. Les flux et la signature $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 ont été mesurés durant 160 jours d'incubation pour deux traitements avec apports de glucose respectivement marqués C3 ou C4 et un témoin sans apport, mettant en évidence un *priming effect* du glucose sur de la MO dérivée de litière d'*Eucalyptus* au cours des 100 premiers jours (Derrien, communication personnelle). La transposition des résultats obtenus par le biais d'expérimentations en laboratoire dans un contexte *in situ* doit faire l'objet d'une grande circonspection. En effet, même si la simplification du système d'étude et le contrôle d'un certain nombre de facteurs permettent d'appréhender le fonctionnement d'un système en mettant en évidence la présence de mécanismes clés ou de processus, la complexité des interactions biophysicochimiques dans le système de référence est à même de compromettre la validité de ces résultats *in situ*. Néanmoins, les résultats de Derrien *et al.* indiquent que la présence d'un *priming effect* suite à l'apport de rémanents aurait lieu sur de la MO récente dérivée d'*Eucalyptus*, ce qui préserverait l'intégrité de la vieille MO stable dérivée de savane ou de la forêt présente il y a plus de 3000 ans dans cette région.

Les stocks de C et N organiques et la signature $\delta^{13}\text{C}$ des différentes fractions granulométriques du sol de surface ont été mesurés à Kondi dans une autre expérimentation avec cinq traitements contrastants en terme de quantité de litière

aérienne (comprenant les traitements R et DS) après une rotation complète dans le cadre de la thèse de Rémy D'annunzio (2008). Le $\delta^{13}\text{C}$ (II) permet dans cette étude de renseigner le taux de renouvellement de la MOS d'origine savane (plante C4, $\delta^{13}\text{C}$ proche de -14 ‰) par la MO dérivée des *Eucalyptus* (plante C3, $\delta^{13}\text{C}$ proche de -30,5 ‰). La variabilité spatiale des mesures limite l'effet des traitements mais deux tendances ressortent 1/ une baisse du $\delta^{13}\text{C}$ de la MO contenue dans la fraction 50-200 μm avec l'apport de litière sans modification des stocks de C et N ; 2/ une hausse des stocks de C et de N dans les fractions fines (<20 μm) avec l'apport de litière sans modification du $\delta^{13}\text{C}$ de cette fraction. Des stocks identiques de MOS en fin de rotation dans les différents traitements indiquent que la MO particulaire transférée au cours des deux premières années dans l'horizon superficiel du traitement DS est probablement minéralisée en cours de rotation alors que les stocks sont par ailleurs reconstitués dans le traitement R. Ainsi, malgré des stocks identiques *in fine*, le renouvellement de la MO semble plus important dans le traitement DS, ce qui expliquerait la baisse de $\delta^{13}\text{C}$ dans la fraction grossière. Le temps de résidences moyen de la MO particulaire dans le sol de surface se situe donc probablement entre 2 et 7 ans puisque la minéralisation de N, mesurée jusqu'à deux ans dans les 13 premiers centimètres du sol, ne diverge pas significativement entre les traitements R et DS (Nzila *et al.*, 2002). Dans le traitement R, le renouvellement de la MO dans les fractions grossières doit se faire progressivement à partir des chutes de litière qui commencent en fin de première année après plantation. La MO particulaire constitue un substrat privilégié pour les microorganismes du sol en raison d'une composition et d'une disponibilité supérieures par rapport à celles la MO des fractions fines qui est plus humifiée et généralement liée à des surfaces minérales. Suite à l'action des microorganismes, une partie de la MO consommée se retrouve intégrée aux fractions fines. D'après la seconde tendance obtenue par D'Annunzio (2008), il semblerait que la modification des apports de MO grossière en début de rotation influence les stocks de MO des fractions fines en fin de rotation. Le plus étonnant est la similitude du $\delta^{13}\text{C}$ des fractions fines des deux traitements malgré des stocks de C et de N différents. L'explication la plus probable est que l'augmentation de MO d'origine "*Eucalyptus*" dans le traitement DS s'accompagne d'une perte de MO majoritairement d'origine "savanne" dans le traitement R, conservant ainsi un $\delta^{13}\text{C}$ similaire malgré des différences de stocks.

A partir de nos travaux durant les deux premières années après la mise en place des traitements et ceux de D'Annunzio (2008) en fin de rotation, nous proposons un schéma conceptuel d'évolution de la MO qui permet d'expliquer les variations des stocks de C et de N dans les plantations suite à la manipulation des litières aériennes (**Figure 14**).

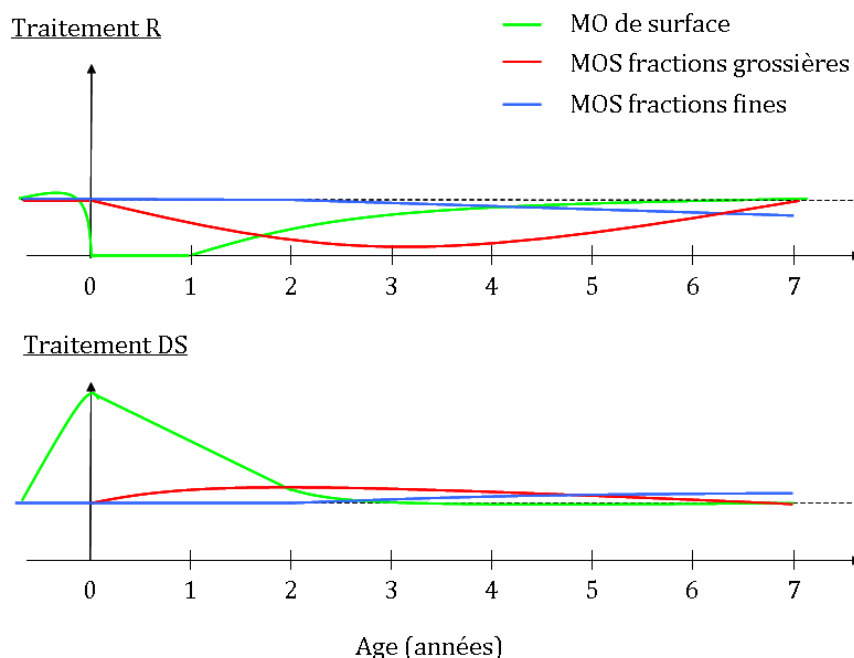


Figure 14 Schéma conceptuel de l'effet des traitements sur l'évolution des stocks de MO dans les différents pools du sol (0-10 cm).

La MO localisée dans la fraction grossière de l'horizon de surface du sol joue un rôle important dans l'écosystème, elle est une source importante de COD d'après les analogies de signature $\delta^{13}\text{C}$ (II) et doit contribuer à faire de cet horizon une source majeure de N inorganique (II). En effet, la production de N inorganique est largement localisée dans les premiers centimètres du sol minéral plutôt que dans l'horizon holorganique comme en atteste des flux de N dissous très similaires entre les deux traitements (II, **Figure 10**). Cette tendance s'explique probablement par une forte immobilisation de N dans l'horizon holorganique et par un temps de renouvellement (turnover) rapide du N organique dans l'horizon de surface. Etant donné que la manipulation des litières ne semble pas influencer à moyen-terme les stocks de MO présents dans les fractions grossières, nous nous attendons à un impact des traitements

limité à long-terme sur la productivité du système. De plus, il a également été montré que les traitements influençaient peu les stocks de nutriments échangeables dans le premier mètres de sol après une rotation complète (Laclau *et al.*, 2010a).

Au Congo, après une rotation complète de suivi de l'effet des litières sur la productivité, les mêmes traitements ont été reportés dans les mêmes parcelles en 2006 afin d'étudier l'effet cumulatif de ces traitements. Les inventaires successifs montrent que les différences entre traitements SWH et DS sont moins marquées en seconde qu'en première rotation, probablement en raison de l'augmentation de litière entre les deux rotations et donc d'une influence relative moindre des rémanents, ou en raison de l'apparition d'un nouveau facteur limitant au cours des rotations (**Figure 15**).

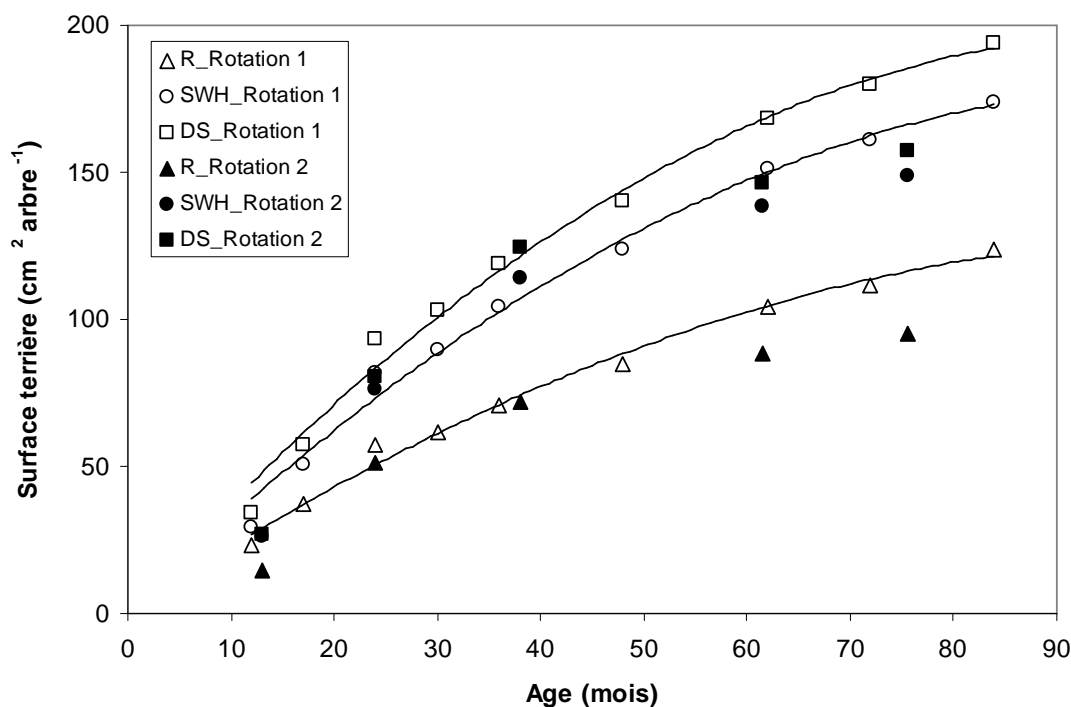


Figure 15 Dynamique de la croissance en surface terrière des arbres dans les différents traitements de l'expérimentation de manipulation de matière organique (CIFOR) au Congo au cours de 2 rotations successives. Les mêmes traitements ont été appliqués une seconde fois dans les mêmes placeaux après l'exploitation des arbres à l'âge de 8 ans, afin d'évaluer l'effet cumulatif des traitements sur deux rotations.

R : toute la litière exportée lors de la plantation ;

SWH : sylviculture des plantations commerciales au Congo ;

DS : doublement de l'apport de rémanents à la surface du sol.

La croissance en surface terrière des arbres n'est pas modifiée jusqu'à l'âge de 3 ans pour l'ensemble des traitements. Ce résultat est surprenant dans le cas du traitement R pour lequel la totalité du capital minéral accumulé dans la litière de surface au cours des rotations qui est aisément mobilisable par les arbres a été retiré à deux reprises. Laclau *et al.* (2005) avaient montré que l'exportation de la totalité des arbres au moment de l'exploitation entraînait des bilans d'entrée-sortie négatifs d'environ 27,5 gN m⁻², et 4 g m⁻² de P, K, Ca et Mg à chaque rotation. Si l'on ajoute les pertes liées à la suppression de la litière accumulée lors de la rotation précédente, on obtient des sorties massives de nutriments comme dans notre étude où le simple retrait de la litière et des rémanents correspond à des pertes de 35 gN m⁻², 10 gK m⁻², 9 gCa m⁻² et 6 gMg m⁻² dans le traitement R en comparaison avec une sylviculture industrielle classique. Malgré cela, la productivité est maintenue au cours des trois premières années dans le traitement R, ce qui peut s'expliquer par une contribution importante de la litière et particulièrement de la fraction grossière de MO du sol de surface en début de rotation puisque celle-ci semble se reconstituer au cours de chaque rotation à partir des chutes de litière dans le traitement R. On peut également penser que les communautés microbiennes initialement héritées de la savane s'adaptent au cours des rotations, améliorant ainsi leur capacité à mobiliser des éléments dans le sol et à les rendre disponible pour les arbres. Il est envisageable que des associations biologiques comme les mychoryzes soient favorisées afin d'augmenter chez les arbres du traitement R l'acquisition des nutriments. Enfin, la plasticité de *Eucalyptus* pourrait expliquer ce maintien de la productivité, on sait par exemple que le Na peut se substituer partiellement au K lorsque ce dernier est limitant (Almeida *et al.*, 2010), d'autres adaptations de ce type pourraient exister. La stagnation de la productivité dans le traitement DS soulève la question inverse puisque des apports importants de nutriments ont été pratiqués à deux reprises à travers l'apport de quantités de rémanents supplémentaires. Cette réponse pourrait indiquer la présence de facteurs limitants supplémentaires d'ordres climatiques tels que les précipitations où le taux d'ensoleillement dont les valeurs respectives sont minimales durant les quatre mois de saison sèche. Toutefois, il se pourrait qu'un facteur limitant nutritionnel demeure si l'élément le plus limitant est peu présent dans les résidus d'exploitation comme c'est le cas pour K dont la moitié de la minéralomasse en fin de rotation se trouve dans le bois et dont les stocks dans la litière de surface est très faible

(Laclau *et al.* 2005). En fait, la croissance des *Eucalyptus* au cours des deux premières années de rotation n'est pas mauvaise au Congo en comparaison de ce qui est observé au Brésil mais elle décroît ensuite relativement aux plantations outre-Atlantiques (Jean-Paul Laclau, communication personnelle), suggérant l'apparition d'un facteur limitant en cours de rotation dont la nature reste à déterminer.

De façon inattendue pour les traitements SWH et DS, il semblerait que la productivité baisse après la troisième année de la seconde rotation quels que soient les traitements. Cette tendance ne peut pas être liée à la pluviométrie puisque celle-ci était légèrement supérieure en seconde rotation entre 3 et 5 ans en comparaison avec la première rotation pour la même période de croissance. Il est remarquable de constater que celle-ci est générale et ne peut pas être directement imputable au mode de gestion des litières aériennes. La baisse du stock de N disponible dans le sol ou d'autres nutriments au cours des rotations successives pourrait limiter la croissance des arbres en fin de seconde rotation (même si de grandes quantités ont été apportés par ailleurs dans le traitement DS). Enfin, il faut noter que la première rotation avait fait l'objet d'une fertilisation NPK contrairement à la seconde pour laquelle l'apport était uniquement azoté. Cette baisse de fertilisation en K reste l'explication la plus probable concernant les différences de croissance observées de façon générale entre les deux rotations. En conclusion, les pratiques sylvicoles semblent avoir peu ou pas d'impact à long terme sur la durabilité de ces systèmes, ces sols peuvent être vu comme de simples supports physiques dont la fertilité est majoritairement régie par la quantité de MO ou de fertilisant apportés.

CONCLUSION GENERALE

RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION DES PLANTATIONS SUR SOLS TROPICAUX PAUVRES

La fertilité des plantations d'*Eucalyptus* repose très largement sur les différents pools de MO localisés à la surface des sols. Ceux-ci constituent un gradient de MO, depuis la MO fraîche tels que les rémanents en début de rotation ou les chutes de litière par la suite jusqu'à la fraction grossière de la MOS localisée dans la partie supérieure du sol. Cette MO constitue une source majeure de nutriments pour les arbres, qui peuvent être soit rapidement lessivés à partir des rémanents ou retenus et finalement minéralisés dans le sol minéral. Ainsi la pérennité du stock de litière est d'une importance majeure pour ces plantations qui bien que très conservatrices en N sont soumises à de fortes pertes suite à l'exportation des troncs en fin de rotation. En conséquence, une attention particulière doit être portée afin de prévenir des incendies accidentels susceptibles d'engendrer de fortes pertes de N par volatilisation, portant atteinte au capital minéral de ces écosystèmes. Une rétention maximale des rémanents dans les parcelles au moment de la coupe est préconisée afin de limiter les apports nécessaires par fertilisation dans le contexte congolais où la rentabilité des plantations est faible. Cependant si le choix d'une valorisation énergétique des rémanents est adopté, il est possible de remédier à cette baisse d'apport de nutriments dans les sols par des apports de fertilisants puisque les propriétés physico-chimiques des sols ne semble pas durablement affectées par le retrait de la litière.

Une solution prometteuse est d'associer des espèces fixatrices d'azote à croissance rapide aux *Eucalyptus* afin d'assurer le maintien des stocks de N au cours des rotations successives. Il a été montré au Congo que la productivité des *Eucalyptus* restait identique lorsqu'une rangée d'*Acacia mangium* était plantée en interligne des *Eucalyptus* (Augmentation de la densité totale d'arbre par hectare, Bouillet *et al.*, 2012). Ce système pourrait répondre aux critères du développement durable en 1/ limitant l'impact écologique à long-terme des plantations d'*Eucalyptus* sur les stocks de N, 2/ assurant à l'industriel une production similaire de bois d'*Eucalyptus* et 3/ intégrant les populations locales en leur faisant don du bois d'*Acacia* après chaque rotation.

La production d'une seconde essence a évidemment un coût et ce scénario n'est envisageable que si ces pratiques permettent d'améliorer la rentabilité globale de ces plantations ou si une responsabilisation des industriels émerge dans l'avenir.

Malgré les programmes d'amélioration génétique et d'optimisation des pratiques sylvicoles qui sont menés depuis plusieurs décennies au Congo, la productivité reste bien inférieure à celles obtenues dans les pays leaders sur le marché international. Comme il a été mis en avant lors du 7^{ème} congrès IUFRO Eucalyptus à Porto Seguro en 2011, les travaux d'amélioration génétique et de sylviculture doivent aujourd'hui être menés conjointement afin de garantir une valorisation optimale du potentiel de productivité des sites ("site index"). Le CRDPI qui regroupe ces deux domaines de recherche s'engage dans cette direction, l'enjeu étant de trouver le juste équilibre entre efficacités minérale, hydrique et énergétique. Cependant, à moins de délocaliser les plantations dans la région congolaise du Niari où les sols sont plus fertiles, il est probable que de faibles productivités compromettent la rentabilité des plantations industrielles sur la zone côtière du Congo. Dans ces conditions, l'avenir de l'*Eucalyptus* au Congo se situe peut-être du côté des plantations paysannes comme c'est déjà le cas dans de nombreux pays tropicaux comme à Madagascar. En effet, les plantations d'*Eucalyptus* ont un fort potentiel pour la production de bois énergie. Le charbon de bois est actuellement la source énergétique la plus utilisée par les ménages de la ville de Pointe-Noire, qui compte environ un million d'habitants. Ce charbon est produit pour moitié à partir des résidus (branches) d'*Eucalyptus* qui sont laissées aux populations locales après l'exploitation et pour moitié par l'exploitation des forêts naturelles (Méthode Nkoua, communication personnelle). Par ailleurs, les plantations constituent un moyen de valoriser les savanes considérées comme incultes pour l'agriculture par les paysans. Ainsi, un projet de valorisation agro-forestier des savanes est actuellement mené par le CRDPI au Congo auprès des paysans (Projet Intensifix piloté par Jean-Pierre Bouillet du CIRAD). Le principe est d'alterner des cycles forestiers d'environ 7 ans avec des plantations mixtes (*Eucalyptus/Acacia*) ou monospécifiques d'*Acacia*, et des cycles agricoles de 2 ou 3 années. L'objet de ces projets pilotes est de sensibiliser les populations à ce type de pratique et de convaincre les plus réfractaires au changement de l'intérêt économique des plantations même si le principal défi pour les congolais reste

de trouver un terrain d'entente entre paysans allochtones et propriétaires terriens. Dans ce contexte de gestion paysanne, le rôle de la litière est primordial puisque les fertilisants s'avèrent hors de portée pour les paysans. La tentation d'utiliser une grande partie des rémanents directement disponible après la coupe comme combustible aurait des répercussions néfastes sur la productivité en fin de rotation de ces plantations.

PERSPECTIVES SCIENTIFIQUES

Bien que notre compréhension du fonctionnement minéral des plantations d'*Eucalyptus* ait été grandement améliorée après plus d'une décennie de travaux au Congo, l'optimisation industrielle des plantations passe probablement par un diagnostic plus précis en termes de limitation minérale de la productivité. La mise en place d'une expérimentation comparant la sylviculture communément appliquée au Congo avec des apports non limitants de tous les éléments nutritifs serait très intéressante afin d'évaluer : 1) le potentiel de production du matériel végétal dans ce contexte pédo-climatique et 2) s'il n'existe pas une carence en un élément autre que N, P et K (déjà testés) qui limite la production comme le suggère notre travail de thèse.

Par ailleurs, les études menées sur le cycle du C à l'échelle de l'écosystème par eddy covariance ou à l'échelle du sol par des mesures de respiration du sol ont permis d'appréhender la dynamique générale de la MOS dans ces systèmes. Ce travail de thèse a permis d'identifier certains mécanismes expliquant comment la manipulation des litières affectait la productivité des plantations et d'évaluer quel impact ce type de pratique pouvait avoir sur la fertilité des sols. Afin de mieux saisir l'évolution à long-terme de la productivité de ces plantations, il semble maintenant important d'étudier plus précisément les mécanismes de stabilisation et de déstabilisation de la MOS. En effet, il ressort des nombreuses études menées sur la MOS au Congo qu'il est difficile d'obtenir des résultats significatifs à partir de mesures de stocks. La transition C4-C3 permet certes de renseigner la dynamique générale de renouvellement de la MOS mais une compréhension mécanistique qui nous permette d'appréhender l'impact de pratiques sylvicoles variées sur les stocks fonctionnels de MOS fait défaut. L'amélioration de notre compréhension passe notamment par l'utilisation *in situ* de traceurs isotopiques comme initié dans cette thèse.

Il est important de comprendre quels mécanismes sont à l'origine de la stabilisation de la MO dans ces sols sableux. En effet, la MOS n'est quasiment pas modifiée par l'afforestation en dessous de 50 cm de profondeur (Trouvé *et al.*, 1994) alors qu'il a été démontré que seulement 5% de la MOS en profondeur était réellement récalcitrante chimiquement (Poirier *et al.*, 2002). Est-ce que la MOS en profondeur est alors protégée par inaccessibilité spatiale ou par associations organo- minérales (Von Lützow *et al.*, 2006) ? Les valeurs très basses de biomasses microbiennes dans les horizons de surface laissent penser que la présence des communautés microbiennes en profondeur pourrait être limitée par un manque de substrat facilement métabolisable (Fontaine *et al.*, 2007 ; Rumpel *et al.*, 2011). Il serait intéressant de reproduire l'expérimentation de Fontaine *et al.* (2007) avec des apports de C labile marqués C3 et C4 dans des sols de profondeur comme l'a fait D. Derrien dans l'unité BEF mais pour du sol de surface (voir plus haut) afin de valider cette hypothèse de stabilisation dans les sols du Congo et de définir quel type de MO pourrait faire l'objet d'un priming (vieille MO de forêt ancestrale C3 ou de savanne C4).

Par ailleurs, des formes tubulaires de diamètre régulier (0,5 cm), dont la couleur noire contraste fortement avec la couleur orange qui caractérise le reste du sol (bulk), ont été observées jusqu'à trois mètres de profondeur (**Photo 11**). Ces zones sont caractérisées par un C/N et un $\delta^{13}\text{C}$ supérieurs à ceux du sol environnant. Le $\delta^{13}\text{C}$ de -19 ‰ est particulièrement étonnant car intermédiaire entre les valeurs de plantes C3 et C4. Il pourrait s'agir de MO provenant de racines partiellement décomposées ou carbonisées par un feu souterrain ou de MO ensevelie par des termites. Quoi qu'il en soit, il serait intéressant de dater cette MO par radiocarbone (^{14}C) afin de déterminer si le développement de racines en profondeur permet une stabilisation à long-terme de C dans le sol. Le rôle des racines dans le renouvellement de la MOS et de la rhizosphère dans des mécanismes tels que le priming pourrait également faire l'objet d'études approfondies.



Photo 11 Formes tubulaires de couleur noire observées dans le profil de sol jusqu'à 3 mètre de profondeur.

Afin de valider l'hypothèse de transfert de la MO sous forme particulaire et la dynamique de stabilisation du N organique issu des rémanents, un projet de recherche est en cours de rédaction en collaboration avec Pierre-Joseph Hatton qui vient de finir sa thèse dans l'équipe BEF (INRA Nancy) sur la stabilisation de la MO au sein des associations organo-minérales. La dynamique de fragmentation de la MO dans l'horizon 0-2,5 cm peut être étudiée à partir du recouvrement de ^{15}N dans les macro-fragments granulométriques au cours des saisons. Le suivi du ^{15}N dans ces fragments granulométriques pour les horizons inférieurs permettra de définir quelle taille de fragments est principalement impliquée dans le transfert vertical de ^{15}N . Surtout, un fractionnement densitométrique nous permettrait d'évaluer la vitesse de transferts du ^{15}N vers les argiles et les oxydes. Ainsi, la dynamique temporelle d'incorporation du ^{15}N dans ces fractions densitométriques nous permettrait d'évaluer le taux de stabilisation de N apporté avec les rémanents d'exploitation. Le taux d'incorporation dans les fractions fines étant probablement lent, les prélèvements de sols dans les quadrats marqués au ^{15}N ont continué en troisième année et devraient être prolongés jusqu'à la fin de la rotation afin de disposer d'une dynamique suffisamment longue pour alimenter un modèle qui nous permette d'estimer le temps de résidence de N dans les différents pools du sol.

Un travail considérable de mesures des biomasses racinaires jusqu'à trois mètres de profondeur a été effectué avec trois répétitions de trois traitements (R, SWH et DS) à 3 dates (12, 18 et 24 mois) dans le cadre de cette thèse. Des mesures d'impacts racinaires ont également été réalisées sur le même schéma de prélèvement que les biomasses, représentant l'équivalent d'une surface de plus de 200 m² pour laquelle les impacts des racines très fines (<1mm), fines (1-2 mm) et moyennes (2-10 mm) ont été comptés séparément par zones de 5 cm². Ces données n'ont pas pu être valorisées dans le cadre de cette thèse mais permettront d'étudier l'effet de la manipulation des litières sur le développement racinaire des *Eucalyptus*. Notamment, est-ce que le maintien des litières entraîne un développement préférentiel des racines dans les horizons de surface ? Est-ce que la manipulation des litières induit une modification du ratio biomasse aérienne/souterraine comme il est souvent observé pour des essais de fertilisation. Le calcul de la TBCA (Total Belowground C allocation) dans les différents traitements est également envisageable en s'appuyant sur les données de respiration des différentes composantes du sol (IV). On peut également se demander si les traitements modifient le taux de ramification des racines fines (nombre d'impacts sur un plan vertical/biomasses racinaires).

Enfin, dans l'essai CIFOR qui nous permet d'étudier l'effet cumulatif des traitements au cours des rotations successives, il serait intéressant de quantifier l'accumulation de nutriments dans les arbres à la fin de cette seconde rotation (prévue en 2013) et de la comparer avec les minéralomasses mesurées à la fin de la première rotation en 2006 afin d'évaluer l'influence de la répétition de traitements contrastés d'apport de litière aérienne à la surface du sol sur l'efficacité d'utilisation des nutriments par les arbres. Ce type d'expérimentation sur du long terme est très rare en plantation forestière tropicale. Il semble donc important de reconduire l'expérimentation CIFOR dans une troisième rotation en répétant les mêmes traitements de manipulation des litières. Etant donné la pauvreté de ces sols, les quantités de biomasse exportées à chaque fin de rotation et surtout l'effet des traitements appliqués, nous nous attendons à une baisse importante de la productivité en troisième rotation mais un résultat différent pourrait bousculer notre compréhension actuelle du fonctionnement de ces plantations.

REFERENCES

- Abraf, 2010. Abraf Statistical Yearbook 2009: base year 2008, Brazilia, Brazil.
- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**, 439-449.
- Alencar A. A. C., Solorzano L. A. et Nepstad D. C., 2004. Modeling forest understory fires in an eastern Amazonian landscape. *Ecological Applications* **14**, 139-149.
- Almeida J. C. R., Laclau J. P., et al., 2010. A positive growth response to NaCl applications in *Eucalyptus* plantations established on K-deficient soils. *Forest Ecology and Management* **259**, 1786-1795.
- Arpin P., Ponge J. F. et Vannier G., 1995. Experimental modifications of litter supplies in a forest mull and reaction of the nematode fauna. *Fundamental and Applied Nematology* **18**, 371-389.
- Asner G. P., Keller M. and Silva J. N. M., 2004. Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* **10**, 765-783.
- Balesdent J., 1996. The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. Fractionnements des matières organiques: apport l'étude de la dynamique du carbone de sols cultivés et à sa modélisation. *European Journal of Soil Science* **47**, 485-493.
- Barlow J. et Peres C. A., 2004. Ecological responses to El Niño-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**, 367-380.
- Battie-Laclau P., Laclau J.-P., Piccolo M. D. C., Arenque B. C., Beri C., Mietton L., Muniz M. R. A. et Vazami B. K., 2012. Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in *Eucalyptus grandis* trees. *Tree Physiology* **Accepted**.
- Berg B. et Laskowski R., 2005. Nitrogen dynamics in decomposing litter. In: *Advances in Ecological Research*. (eds Bjorn B, Ryszard L), Academic Press.
- Bernhard-Reversat F. et Huttel C., 2001. Soil biological fertility undergoes fundamental changes when fast-growing exotic trees are planted on a poor savanna soil. In: *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo Savanna: with special reference to eucalypts*. (ed Bernhard-Reversat F), CIFOR.
- Bikindou A. D. F., 2012. Détermination et caractérisation des facteurs de production dans un massif de plantations clonales d'*Eucalyptus*. Doctorat Université Marien Ngouabi, Brazzaville, 185 pp.
- Bird J. A., Kleber M. et Torn M. S., 2008. ¹³C and ¹⁵N stabilization dynamics in soil organic matter fractions during needle and fine root decomposition. *Organic Geochemistry* **39**, 465-477.
- Blanco-Canqui H. et Lal R., 2009. Crop residue removal impacts on soil productivity and environmental quality. *Critical Reviews in Plant Sciences* **28**, 139 - 163.
- Blumfield T. J., Xu Z. H. et Saffigna P. G., 2004. Carbon and nitrogen dynamics under windrowed residues during the establishment phase of a second-rotation hoop pine plantation in subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* **200**, 279-291.
- Boisvenue C. et Running S. W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* **12**, 862-882.

- Bouillet J.-P., Laclau J.-P., Arnaud M., M'bou A. T., Saint-André L. et Jourdan C., 2002. Changes with age in the spatial distribution of roots of *Eucalyptus* clone in Congo: Impact on water and nutrient uptake. *Forest Ecology and Management* **171**, 43-57.
- Bouillet J.-P., Laclau J.-P., Gonçalves J. L. D. M., Voigtlaender M., Gava J. L., Leite F. P., Hakamada R. et Mareschal L., 2012. *Eucalyptus* and *Acacia* tree growth over entire rotation in single- and mixed-species plantations across 5 sites in Brazil and Congo. *Forest Ecology and Management* **Submitted**.
- Bouillet J.-P., Safou-Matondo R., Laclau J.-P., Nzila J. D. D., Ranger J. et Deleporte P., 2004. Pour une production durable des plantations d'*Eucalyptus* au Congo: la fertilisation. *Bois et forêts des tropiques* **279**, 23-35.
- Bouvet J., 1995. Evolution de la variabilité avec l'âge et corrélation juvénile adulte dans les populations d'*Eucalyptus*. Thèse de doctorat.
- Briones M. J. I. et Ineson P., 1996. Decomposition of *Eucalyptus* leaves in litter mixtures. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 1381-1388.
- Butnor J. R., Johnsen K. H. et Sanchez F. G., 2006. Whole-tree and forest floor removal from a loblolly pine plantation have no effect on forest floor CO₂ efflux 10 years after harvest. *Forest Ecology and Management* **227**, 89-95.
- Cardinale B. J., Srivastava D. S., Duffy J. E., Wright J. P., Downing A., Sankaran M. et Jouseau C., 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**, 989-992.
- Carle J. B. et Holmgren L. P. J., 2009. Wood from planted forests: global outlook to 2030. In: *Planted forests: uses, impacts and sustainability*. (ed Evans J). Rome (Italy), FAO/CABI.
- Carneiro M., Serrão V., Fabião A., Madeira M., Balsemão I. et Hilário L., 2009. Does harvest residue management influence biomass and nutrient accumulation in understory vegetation of *Eucalyptus globulus* Labill. plantations in a Mediterranean environment? *Forest Ecology and Management* **257**, 527-535.
- Chang S.-C., Wang C.-P., Feng C.-M., Rees R., Hell U. et Matzner E., 2007. Soil fluxes of mineral elements and dissolved organic matter following manipulation of leaf litter input in a Taiwan *Chamaecyparis* forest. *Forest Ecology and Management* **242**, 133-141.
- Chemidlin Prévost-Bouré N., Soudani K., Damesin C., Berveiller D., Lata J.-C. et Dufrêne E., 2010. Increase in aboveground fresh litter quantity over-stimulates soil respiration in a temperate deciduous forest. *Applied Soil Ecology* **46**, 26-34.
- Chen C. R. et Xu Z. H., 2005. Soil carbon and nitrogen pools and microbial properties in a 6-year-old slash pine plantation of subtropical Australia: impacts of harvest residue management. *Forest Ecology and Management* **206**, 237-247.
- Clark S., Bolt K. et Campbell A., 2008. Protected areas: an effective tool to reduce emissions from deforestation and forest degradation in developing countries? In: *Working Paper*. (ed. Centre Uwcm), Cambridge, U.K.
- Coelho Netto A. L., 1987. Overlandflow production in a tropical rainforest catchment: the role of litter cover. *Catena* **14**, 213-231.
- Condit R., Hubbell S. P. et Foster R. B., 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* **7**, 405-416.
- Conn C. et Dighton J., 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 489-496.

-
- Coq S., Souquet J.-M., Meudec E., Cheynier V. et Hättenschwiler S., 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* **91**, 2080-2091.
- Coq S., Weigel J., Butenschoen O., Bonal D. et Hättenschwiler S., 2011. Litter composition rather than plant presence affects decomposition of tropical litter mixtures. *Plant and Soil* **343**, 273-286.
- Cornillon P., Saint André L., Bouvet J., Vigneron P., Saya A. et Gouma R., 2003. Using B-splines for growth curve classification : application to selection of *Eucalyptus* clones. *Forest Ecology and Management* **176**, 75-85.
- Cossalter C. et Pye Smith C., 2003. Fast-wood forestry myths and realities. Bogor, Indonesia, Center for International Forestry Research.
- Cosson J., 1955. Carte géologique de reconnaissance. In: Notice explicative sur les feuilles 723 de Pointe-Noire et Brazzaville. Paris, Gouvernement de L'AEF.
- Cotrufo M., Ngao J., Marzaioli F. et Piermatteo D., 2010. Inter-comparison of methods for quantifying above-ground leaf litter decomposition rates. *Plant and Soil* **334**, 365-376.
- Crow S. E., Lajtha K., Bowden R. D., Yano Y., Brant J. B., Caldwell B. A. et Sulzman E. W., 2009. Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management* **258**, 2224-2232.
- D'annunzio R., 2008. Etude de la dynamique de la matière organique sous plantation clonale d'*Eucalyptus* au Congo. Thèse de doctorat, ENGREF/AgrosParisTech.
- D'annunzio R., Conche S., Landais D., Saint-André L., Joffre R. et Barthès B. G., 2008. Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and *Eucalyptus* plantations in Congo. *Forest Ecology and Management* **255**, 1050-1056.
- Deleporte P., Laclau J.-P., Nzila J. D. D., Kazotti G., Marien J. N., Bouillet J.-P., Szwarc M. et D'annunzio R., 2008. Effects of slash and litter management practices on soil chemical properties and growth of second rotation eucalypts in the Congo. In: Site management and productivity in tropical plantation forests: workshop proceedings, 22-26 November 2004 Piracicaba, Brazil, and 6-9 November, Bogor, Indonesia. (ed Nambiar Eks), Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- Delucia E. H., Hamilton J. G., Naidu S. L., Thomas R. B., Andrews J. A., Finzi A. C., Lavine M. et Matamala R., 1999. Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. *Science* **284**, 1177-1179.
- Derrien D. et Amelung W., 2011. Computing the mean residence time of soil carbon fractions using stable isotopes: impacts of the model framework. *European Journal of Soil Science* **62**, 237-252.
- Eriksson L. et Gustavsson L., 2010. Costs, CO₂- and primary energy balances of forest-fuel recovery systems at different forest productivity. *Biomass and Bioenergy* **34**, 610-619.
- Evans J., 1999. Sustainability of forest plantations: the evidence. (ed Dfid Rcb), London, UK.
- Facelli J. M., Williams R., Fricker S. et Ladd B., 1999. Establishment and growth of seedlings of *Eucalyptus obliqua*: interactive effects of litter, water and pathogens. *Australian Journal of Ecology* **24**, 484-494.

- FAO, 1998. World reference base for soil resources. In: World Soil Resources Reports. Rome, Italy.
- FAO, 2010a. Global Forest Resources Assessment 2010 - key findings. Rome, Italy.
- FAO, 2010b. Planted forests in sustainable forest management. A statement of principles.
- FAO, 2011. Situation des forêts du monde 2011. (ed Fao), Rome, Italy.
- Feller C. et Beare M. H., 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* **79**, 69-116.
- Fisk M. C. et Fahey T. J., 2001. Microbial biomass and nitrogen cycling responses to fertilization and litter removal in young northern hardwood forests. *Biogeochemistry* **53**, 201-223.
- Foley J. A., Asner G. P., Costa M. H., Coe M. T., Defries R., Gibbs H. K., Howard E. A. et Olson S., 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**, 25-32.
- Fontaine S., Barot S., Barre P., Bdioui N., Mary B. et Rumpel C., 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* **450**, 277-280.
- Fontaine S., Mariotti A. et Abbadie L., 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 837-843.
- Fromm J., 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree Physiology* **30**, 1140-1147.
- Galloway J. N., Townsend A. R., Erisman J. W., Bekunda M., Cai Z., Freney J. R., Martinelli L. A. et Seitzinger S. P., 2008. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science* **320**, 889-892.
- Gartner T. B. et Cardon Z. G., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**, 230-246.
- Geddes N. et Dunkerley D., 1999. The influence of organic litter on the erosive effects of raindrops and of gravity drops released from desert shrubs. *Catena* **36**, 303-313.
- Ginter D. L., Mcleod K. W. et Sherrod C., 1979. Water stress in longleaf pine induced by litter removal. *Forest Ecology and Management* **2**, 13-20.
- Gonzales G. et Zou X., 1999. Plant and litter influences on earthworm abundance and community structure in a tropical wet forest. *Biotropica* **31**, 486-493.
- Hamer U. et Marschner B., 2005. Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 445-454.
- Hättenschwiler S. et Gasser P., 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**, 1519-1524.
- Hättenschwiler S., Tiunov A. V. et Scheu S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**, 191-218.
- Haywood J. D., Tiarks A. E., Elliott-Smith M. L. et Pearson H. A., 1998. Response of direct seeded *Pinus palustris* and herbaceous vegetation to fertilization, burning and pine straw harvesting. *Biomass and Bioenergy* **14**, 157-167.
- Herbert M. A., 1996. Fertilizers and eucalypt plantations in South Africa. In: Nutrition of eucalypts. (eds Attiwill Pm, Adams Ma). Australia, CSIRO.
- Hirsch F., 2010. Variabilité spatiale de la ressource en eau. Massif de Pointe-Noire, République du Congo. In: Rapport d'année optionnelle de la formation des ingénieurs forestiers. Nancy, France.

-
- Hope G. D., 2007. Changes in soil properties, tree growth, and nutrition over a period of 10 years after stump removal and scarification on moderately coarse soils in interior British Columbia. *Forest Ecology and Management* **242**, 625-635.
- Huang Z., Clinton P. W. et Davis M. R., 2011. Post-harvest residue management effects on recalcitrant carbon pools and plant biomarkers within the soil heavy fraction in *Pinus radiata* plantations. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 404-412.
- Huong V. D., Quang L. T., Binh N. T. et Dung P. T., 2008. Site management and productivity of *Acacia auriculiformis* plantations in South Vietnam. In: Site management and productivity in tropical plantation forests. (ed Nambiar Eks). Bogor, Indonesia, Center for International Forestry Research.
- IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I. In: Contribution to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. (ed Press Cu), Cambridge, UK.
- Isbell F., Calcagno V., Hector A., Connolly J., Harpole W. S., Reich P. B., Scherer-Lorenzen M. et Schmid B., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* **477**, 199-202.
- Jackson R. B., Jobbagy E. G., Avissar R., Roy S. B., Barrett D. J., Cook C. W., Farley K. A. et Le Maitre D. C., 2005. Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science* **310**, 1944-1947.
- Jamet R. et Rieffel J. M., 1976. Carte pédologique du Congo au 1/200000. In: Orstom, Notice explicative.
- Jenkinson D. S., 1966. Studies on the decomposition of plant material in soil. *Journal of Soil Science* **17**, 280-302.
- Johnson D. W. et Curtis P. S., 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management* **140**, 227-238.
- Jones H. E., Madeira M., Herraes L., Dighton J., Fabião A., González-Rio F., Fernandez Marcos M. et Gomez C., 1999. The effect of organic-matter management on the productivity of *Eucalyptus globulus* stands in Spain and Portugal: tree growth and harvest residue decomposition in relation to site and treatment. *Forest Ecology and Management* **122**, 73-86.
- Jones H. S., Garrett L. G., Beets P. N., Kimberley M. O. et Oliver G. R., 2008. Impacts of harvest residue management on soil carbon stocks in a plantation forest. *Soil Science Society of America Journal* **72**, 1621-1627.
- Jordan D., Ponder F. J. et Hubbard V. C., 2003. Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity. *Applied Soil Ecology* **23**, 33-41.
- Jourdan C., Silva E. V., Gonçalves J. L. M., Ranger J., Moreira R. M. et Laclau J. P., 2008. Fine root production and turnover in Brazilian *Eucalyptus* plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* **256**, 396-404.
- Kaiser K. et Guggenberger G., 2000. The role of DOM sorption to mineral surfaces in the preservation of organic matter in soils. *Organic Geochemistry* **31**, 711-725.
- Kallarackal J. et Somen C. K., 1997. An ecophysiological evaluation of the suitability of *Eucalyptus grandis* for planting in the tropics. *Forest Ecology and Management* **95**, 53-61.
- Keller M., Palace M., Asner G. P., Pereira R. et Silva J. N., 2004. Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon. *Global Change Biology* **10**, 784-795.

- Kelly L. A. et Wentworth T. R., 2009. Effects of mechanized pine straw raking on population densities of longleaf pine seedlings. *Forest Ecology and Management* **259**, 1-7.
- Klaminder J., Lucas R. W., Futter M. N., Bishop K. H., Köhler S. J., Egnell G. et Laudon H., 2011. Silicate mineral weathering rate estimates: Are they precise enough to be useful when predicting the recovery of nutrient pools after harvesting? *Forest Ecology and Management* **261**, 1-9.
- Kleber M., Sollins P. et Sutton R., 2007. A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochemistry* **85**, 9-24.
- Kögel-Knabner I., 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 139-162.
- Kuzyakov Y., Friedel J. K. et Stahr K., 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 1485-1498.
- Laclau J.-P., 2001. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation d'*Eucalyptus*. Effets du reboisement sur un sol de savane du littoral congolais; conséquences pour la gestion des plantations industrielles. Thèse de doctorat, Institut national agronomique Paris-Grignon, Paris, 282 pp.
- Laclau J.-P., Bouillet J.-P., Ranger J., Joffre R., Gouma R. et Saya A., 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a *Eucalyptus* hybrid. *Annals of Botany* **88**, 1079-1092.
- Laclau J.-P., Ranger J., Nzila J. D. D., Bouillet J.-P. et Deleporte P., 2003a. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 2. Chemical composition of soil solutions. *Forest Ecology and Management* **180**, 527-544.
- Laclau J. P., Deleporte P., Ranger J., Bouillet J. P. et Kazotti G., 2003b. Nutrient dynamics throughout the rotation of *Eucalyptus* clonal stands in Congo. *Annals of Botany* **91**, 879-892.
- Laclau J. P., Toutain F., Thongo M'bou A., Arnaud M., Joffre R. et Ranger J., 2004. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolese *Eucalyptus* plantations. *Annals of Botany* **93**, 249-261.
- Laclau J.-P., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-André L., Marlet S. et Bouillet J.-P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management* **210**, 375-391.
- Laclau J.-P., Levillain J., Deleporte P., Nzila J. D. D., Bouillet J.-P., Saint André L., Versini A. et Mareschal L., 2010a. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sandy tropical soil. *Forest Ecology and Management* **260**, 2148-2159.
- Laclau J.-P., Ranger J., De Moraes Gonçalves J. L., Maquère V., Krusche A. V., M'bou A. T., Nouvellon Y. et Saint-André L., 2010b. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations: Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management* **259**, 1771-1785.
- Landais D., 2003. Etudes quantitatives et qualitatives du carbone séquestré dans le sol après afforestation au Congo Brazzaville. Strasbourg, Université Louis Pasteur.
- Lavabre J. et Andréassian V., 2000. Eaux et forêts. La forêt: un outil de gestion des eaux?, Antony, France.

-
- Li Y., Xu M., Sun O. J. et Cui W., 2004. Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 2111-2114.
- Lopez-Zamora I., Duryea M. L., McCormac W., C., Comerford N. B. et Neary D. G., 2001. Effect of pine needle removal and fertilization on tree growth and soil P availability in a *Pinus elliotii* Englem. var. *elliotii* stand. *Forest Ecology and Management* **148**, 125-134.
- Magagnotti N., Nati C., Pari L., Spinelli R. et Visser R., 2011. Assessing the cost of stump-site debarking in eucalypt plantations. *Biosystems Engineering* **110**, 443-449.
- Maisto G., De Marco A., Meola A., Sessa L. et Virzo De Santo A., 2011. Nutrient dynamics in litter mixtures of four Mediterranean maquis species decomposing in situ. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 520-530.
- Maquère V., 2008. Dynamics of mineral elements under a fast-growing *Eucalyptus* plantation in Brazil. Implications for soil sustainability. Sao paulo, Brazil, 368 pp.
- Mareschal L., Nzila J. D. D., Turpault M. P., Thongo M'bou A., Mazoumbou J. C., Bouillet J. P., Ranger J. et Laclau J. P., 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocenic deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma* **162**, 159-170.
- Marques R., Ranger J., Villette S. and Granier A., 1997. Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 2. Quantitative approach. *Forest Ecology and Management* **92**, 167-197.
- Marsden C., Nouvellon Y., Thongo-M'Bou A., Saint-André L., Jourdan C., Kinana A. et Epron D., 2008. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal *Eucalyptus* stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytologist* **177**, 676-687.
- Mathers N. J., Mendham D. S., O'connell A. M., Grove T. S., Xu Z. et Saffigna P. G., 2003. How does residue management impact soil organic matter composition and quality under *Eucalyptus globulus* plantations in southwestern Australia? *Forest Ecology and Management* **179**, 253-267.
- Mboukou-Kimbatsa I. M. C., Bernhard-Reversat F. et Loumeto J. J., 1998. Change in soil macrofauna and vegetation when fast-growing trees are planted on savanna soils. *Forest Ecology and Management* **110**, 1-12.
- Melin Y., Petersson H. et Egnell G., 2010. Assessing carbon balance trade-offs between bioenergy and carbon sequestration of stumps at varying time scales and harvest intensities. *Forest Ecology and Management* **260**, 536-542.
- Mendham D. S., O'connell A. M., Grove T. S. et Rance S. J., 2003. Residue management effects on soil carbon and nutrient contents and growth of second rotation eucalypts. *Forest Ecology and Management* **181**, 357-372.
- Mendham D. S., Sankaran K. V., O'connell A. M. et Grove T. S., 2002. *Eucalyptus globulus* harvest residue management effects on soil carbon and microbial biomass at 1 and 5 years after plantation establishment. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1903-1912.
- Millenium Ecosystems Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. (ed Press I), Washington, DC, USA.

- Mo J., Brown S., Peng S., et Kong G., 2003. Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management* **175**, 573–583.
- Mooney H. A., Drake B. G., Luxmoore R. J., Oechel W. C. et Pitelka L. F., 1991. Predicting ecosystem responses to elevated CO₂ concentrations. *BioSciences* **41**, 96-104.
- Moroni M. T., Carter P. Q., Strickland D. W., Makeschin F., Parkinson D. R. et Kahnt L., 2007. Effect of forest harvesting and slash piling on microbial biomass and respiration in Newfoundland boreal forests. *Canadian Journal of Soil Science* **87**, 455-458.
- Murphy G., Firth J. G. et Skinner M. F., 2004. Long term impacts of forest harvesting related soil disturbance on log product yields and economic potential in a New Zealand forest. *Silva Fennica* **38**, 279–289.
- Nadelhoffer K. J., Boone R. D., Bowden R. D., Canary J. D., Kaye J., Micks P., Ricca A. et Aitkenhead J. A., 2004. The DIRT experiment. Litter and root influences on forest soil organic matter stocks and function. In: *Forests in Time: the environmental consequences of 1000 years of change in New England*. (eds Foster Dr, Aber Jd). Yale University Press.
- Nambiar E. K. S., 1996. Sustained productivity of forests is a continuing challenge to soil science. *Soil Science Society of America Journal*, **60**, 1629–1642.
- Nambiar E. K. S., 1999. Pursuit of sustainable plantation forestry. *The Southern African Forestry Journal* **189**, 45–62.
- Nambiar E. K. S., 2008. Introduction: sustained productivity of plantation forests in the tropics: a decade of research partnership. In: *Site Management and productivity in tropical plantation forests. proceedings of workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006*. CIFOR, Bogor, Indonesia. (ed. Neks).
- Nambiar E. K. S. et Kallio M. H., 2008. Increasing and sustaining productivity in subtropical and tropical plantation forests: making a difference through research partnership. In: *Site Management and productivity in tropical plantation forests. proceedings of workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006*. CIFOR, Bogor, Indonesia. (Ed. Neks).
- Neff J. C. et Asner G. P., 2001. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* **4**, 29-48.
- Nepstad D. C., Verissimo A., Alencar A., Nobre C., Lima E., Lefebvre P., Schlesinger P., Potterk C., Moutinho P., Mendoza E., Cochrane M. et Brooks V., 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* **398**, 505–508.
- Nilsson M.-C., Wardle D. A. et Dahlberg A., 1999. Effects of plant litter species composition and diversity on the boreal forest plant-soil system. *Oikos* **86**, 16–26.
- Nottingham A., Turner B., Chamberlain P., Stott A. et Tanner E., 2009. Priming and microbial nutrient limitation in lowland tropical forest soils of contrasting fertility. *Biogeochemistry* pp. 1-19.
- Nouvellon Y., Saint-André L., Bouillet J. et Hamel O., 2005. Carbon sequestration in fast growing tree plantations. In: *Rapport, CIRAD-FORET pour le projet ULCOS (Ultra Low CO₂ Steelmaking)*.
- Nouvellon Y., Stape J. L., Bonnefond J. M., Bouillet J. P., Saintandré L., Hamel O., Epron D. et Le Maire G., 2009. Carbon sequestration and wateruse by eucalypt plantations in Congo and Brazil. In: *Knowledgebased management of tropical rainforests*. Cayenne, French Guyana.

-
- Nzila J. D. D., Bouillet J.-P., Laclau J.-P. et Ranger J., 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in *Eucalyptus* plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* **171**, 209-221.
- O'hehir J. F. et Nambiar E. K. S., 2010. Productivity of three successive rotations of *P. radiata* plantations in South Australia over a century. *Forest Ecology and Management* **259**, 1857-1869.
- Olander L. O., Bustamante M. C. C., Asner G. P., Telles E., Prado Z. et Camargo P. B., 2005. Surface soil changes following selective logging in an eastern Amazon forest. *Earth Interactions* **9**, 1-19.
- Paquette A. et Messier C., 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**, 27-34.
- Park A. et Wilson E. R., 2007. Beautiful plantations: can intensive silviculture help Canada to fulfill ecological and timber production objectives? *The Forestry Chronicle* **83**, 825-839.
- Park J.-H. et Matzner E., 2003. Controls on the release of dissolved organic carbon and nitrogen from a deciduous forest floor investigated by manipulations of aboveground litter inputs and water flux. *Biogeochemistry* **66**, 265-286.
- Peng S., Ren H., Wu J. et Lu H., 2003. Effects of litter removal on plant species diversity: a case study in tropical *Eucalyptus* forest ecosystems in South China. *Journal of Environmental Sciences* **15**, 367-371.
- Pérez-Batallon P., Ouro G., Macias F. et Merino A., 2001. Initial mineralization of organic matter in a forest plantation soil following different logging residue management techniques. *Annals of Forest Sciences* **58**, 807-818.
- Pierre J.-M., 1996. Analyse du conflit entre l'UAIC et les populations riveraines. (ed Cirad-Forêt Rid).
- Piketty M. G., Wichert M., Fallot A. et Aimola L., 2009. Assessing land availability to produce biomass for energy: The case of Brazilian charcoal for steel making. *Biomass and Bioenergy* 180-190.
- Poirier N., Derenne S., Balesdent J., Rouzaud J.-N., Mariotti A. et Largeau C., 2002. Abundance and composition of the refractory organic fraction of an ancient, tropical soil (Pointe Noire, Congo). *Organic Geochemistry* **33**, 383-391.
- Ponge J. F., Arpin P. et Vannier G., 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. *European Journal of Soil Science* **29**, 141-153.
- Possingham H. P., 1993. Impact of elevated atmospheric CO₂ on biodiversity: mechanistic population-dynamic perspective. *Australian Journal of Botany* **41**, 11-21.
- Powers J. S., Montgomery R. A., Adair E. C., Brearley F. Q., Dewalt S. J., Castanho C. T., Chave J. et Deinert E., 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology* **97**, 801-811.
- Powers R. F., 1999. On the sustainability productivity of planted forests. *New Forests* **17**, 253-306.
- Powers R. F., Andrew Scott D., Sanchez F. G., Voldseth R. A., Page-Dumroese D., Elioff J. D. et Stone D. M., 2005. The North American long-term soil productivity experiment: Findings from the first decade of research. *Forest Ecology and Management* **220**, 31-50.

- Rance S., Myers R. et Cameron D., 2009. Dynamics of uptake, distribution and utilization of nitrogen applied at different times after planting in a *Eucalyptus grandis* plantation. *Plant and Soil* **324**, 241-252.
- Ranger J. et Turpault M.-P., 1999. Input-Output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* **122**, 139-154.
- Rumpel C. and Kögel-Knaber I., 2011. Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil* **338**, 143-158.
- Saarinén V.-M., 2006. The effects of slash and stump removal on productivity and quality of forest regeneration operations—preliminary results. *Biomass and Bioenergy* **30**, 349-356.
- Safou-Matondo R., Deleporte P., Laclau J. P. et Bouillet J. P., 2005. Hybrid and clonal variability of nutrient content and nutrient use efficiency in *Eucalyptus* stands in Congo. *Forest Ecology and Management* **210**, 193-204.
- Saint-André L., Laclau J.-P., Deleporte P., Gava P., Gonçalves J., Nzila J. D. D., Smith C. et Du Toit B., 2008. Slash and litter management effects on *Eucalyptus* productivity: a synthesis using a growth and yield modelling approach. In: Proceedings of workshop in Brazil 2004 and in Indonesia 2006. (eds Nambiar E, Ranger J, Tiarks A, Toma T), CIFOR.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E. et Huenneke L. F., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**, 1770-1774.
- Salamanca E. F., Kaneko N. et Katagiri S., 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecological Engineering* **10**, 53-73.
- Sanchez F. G., Carter E. A. et Leggett Z. H., 2009. Loblolly pine growth and soil nutrient stocks eight years after forest slash incorporation. *Forest Ecology and Management* **257**, 1413-1419.
- Sanchez F. G., Scott D. A. et Ludovici K. H., 2006. Negligible effects of severe organic matter removal and soil compaction on loblolly pine growth over 10 years. *Forest Ecology and Management* **227**, 145-154.
- Sayer E. J., 2006. Using experimental manipulations to access the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biology review* **81**, 1-31.
- Sayer E. J., Heard M. S., Grant H. K., Marthews T. R. et Tanner E. V. J., 2011. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climatic Change* **1**, 304-307.
- Sayer E. J., Powers J. S. et Tanner E. V. J., 2007. Increased litterfall in tropical forests boosts the transfer of soil CO₂ to the atmosphere. *PloS One* **2**, e1299.
- Sayer E. J. et Tanner E. V. J., 2010. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of Ecology* **98**, 1052-1062.
- Schimel J. P. et Bennett J., 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* **85**, 591-602.
- Schimel J. P. et Hättenschwiler S., 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry* **39**, 1428-1436.
- Schlesinger W. H. et Lichter J., 2001. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* **411**, 466-469.

- Schwartz M. W., Brigham C., Hoeksema J. D., Lyons K. G., Mills M. H. et Van Martgem P. J., 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* **122**, 297-305.
- Scott D. V. et Smith R. E., 1997. Preliminary empirical models to predict reductions in total and low flows, resulting from afforestation. *Water, S.A.* **23**, 135-140.
- Seymour R. S. et Hunter M. L., 1992. New forestry in eastern spruce-fir forests: Principles and applications to Maine. *Maine Agr. Exp. Sta. Misc. Pub.* **716**, 36 p.
- Shaohui F., Zuhui L., Longfu P., Xujing Y., Zongming H., Zhiying H. et Sizu L., 2008. Effects of site management on growth of a second-rotation Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. In: Site management and productivity in tropical plantation forests. (ed Nambiar Eks). Bogor, Indonesia., Center for International Forestry Research.
- Smaill S., Clinton P. et Greenfield L., 2008. Postharvest organic matter removal effects on FH layer and mineral soil characteristics in four New Zealand *Pinus radiata* plantations. *Forest Ecology and Management* **256**, 558-563.
- Smethurst P.J., Herbert A.M. and Ballard L.M., 2001. Fertilization effects on soil solution chemistry in three eucalypt plantations. *Soil Science Society of American Journal* **65**, 795-804.
- Smith C. T., Lowe A. T., Skinner M. F., Beets P. N., Schoenholtz S. H. et Fang S., 2000. Response of radiata pine forests to residue management and fertilization across a fertility gradient in New Zealand. *Forest Ecology and Management* **138**, 203-223.
- Smolander A., Kitunen V., Tamminen P. et Kukkola M., 2010. Removal of logging residue in Norway spruce thinning stands: Long-term changes in organic layer properties. *Soil Biology and Biochemistry* **42**, 1222-1228.
- Stewart W. M., Hammond L. L. et Van Kauwenbergh S. J., 2005. Phosphorus as a natural resource. In: Phosphorus: Agriculture and the environment. (ed Sharpley Jtsaan). Madison, WI., Agronomy No. 46. ASA-CSSA-SSSA.
- Stohlgren T. J., Binkley D., Chong G. W., Kalkhan M. A., Schell L. D., Bull K. A., Otsuki Y. et Newman G., 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, **69**, 25-46.
- Sulzman E. W., Brant J. B., Bowden R. D. et Lajtha K., 2005. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry* **73**, 231-256.
- Sunderlin W. D. et Resosudarmo I. A. P., 1996. Rates and cause of deforestation in Indonesia: towards a resolution of the ambiguities.
- Swift M. J., Heal O. W. et Anderson J. M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. In: Studies in Ecology., Blackwell Scient. Publ.
- Thompson R. et Starzomski B. M., 2006. What does biodiversity actually do? A review for managers and policy makers. *Biodiversity & Conservation* **16**, 1359-1378.
- Tiarks A. et Ranger J., 2008. Soils properties in tropical plantation forests: evaluation and effects of site management: a summary. In: Site management and productivity in tropical plantation forests: workshop proceedings, 22-26 November 2004 Piracicaba, Brazil, and 6-9 November, Bogor, Indonesia. (ed Nambiar Eks). Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- Trouvé C., Mariotti A., Schwartz D. et Guillet B., 1994. Soil organic carbon dynamics under *Eucalyptus* and *Pinus* planted on savannas in the Congo. *Soil Biology and Biochemistry* **26**, 287-295.

- Turner J. et Lambert M. J., 2011. Analysis of nutrient depletion in a radiata pine plantation. *Forest Ecology and Management* **262**, 1327-1336.
- Tyler G., 1991. Effects of litter treatments on the sporophore production of beech forest macrofungi. *Mycological Research* **95**, 1137-1139.
- Van Der Heijden G., Legout A., Nicolas M., Ulrich E., Johnson D. W. et Dambrine E., 2011. Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains (France) facing atmospheric deposition and silvicultural change. *Forest Ecology and Management* **261**, 730-740.
- Viederman S., 1996. Sustainability's five capitals and three pillars. In: Building sustainable societies: a blueprint for a post-industrial world. (ed Pirages D). Armonk, USA, M.E. Sharpe.
- Villalobos-Vega R., Goldstein G., Haridasan M., Franco A., Miralles-Wilhelm F., Scholz F. et Bucci S., 2011. Leaf litter manipulations alter soil physicochemical properties and tree growth in a Neotropical savanna. *Plant and Soil* 1-13.
- Vitousek P. M., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**, 553-572.
- Vitousek P. M. et Sanford J., 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* **17**, 137-167.
- Von Lützow M., Kögel-Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B. et Flessa H., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review. *European Journal of Soil Science* **57**, 426-445.
- Wall D. H., Bradford M. A., St. John M. G., Trofymow J. A., Behan-Pelletier V., Bignell D. E., Dangerfield J. M. et Parton W. J., 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology* **14**, 2661-2677.
- Walmsley J. D., Jones D. L., Reynolds B., Price M. H. et Healey J. R., 2009. Whole tree harvesting can reduce second rotation forest productivity. *Forest Ecology and Management* **257**, 1104-1111.
- WCED, 1987. Our common future, Oxford, UK, Oxford University press.
- Wood T. et Lawrence D., 2008. No short-term change in soil properties following four-fold litter addition in a Costa Rican rain forest. *Plant and Soil* **307**, 113-122.
- Wood T. E., Lawrence D., Clark D. A. et Chazdon R. L., 2009. Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation. *Ecology* **90**, 109-121.
- Wood Resources International, 2010. www.woodprices.com
- Yanai R. D., Battles J. J., Richardson A. D., Blodgett C. A., Wood D. M. et Rastetter E. B., 2010. Estimating uncertainty in ecosystem budget calculations. *Ecosystems* **13**, 239-248.
- Yang X. et Chen J., 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 910-918.
- Zak D. R., Holmes W. E., Finzi A. C., Norby R. J. et Schlesinger W. H., 2003. Soil nitrogen cycling under elevated CO₂: a synthesis of forest FACE experiments. *Ecological Applications* **13**, 1508-1514.
- Zech W., Guggenberger G., Haumaier L., Pöhhacker R., Schäfer D., Amelung W., Miltner A. et Kaiser K., 1996. Chapter 3 - Organic matter dynamics in forest soils of temperate

-
- and tropical ecosystems. In: Humic substances in terrestrial ecosystems. (ed Alessandro P). Amsterdam, Elsevier Science B.V.
- Zeller B., 2001. Fate of nitrogen released from ^{15}N -labeled litter in European beech forests. *Tree Physiology* **21**, 153-162.
- Zhang D., Hui D., Luo Y. et Zhou G., 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* **1**, 85-93.
- Zsolnay Á., 2003. Dissolved organic matter: artefacts, definitions, and functions. *Geoderma* **113**, 187-209.

DECOMPOSITION, N DYNAMIC AND ^{15}N TRANSFERS BETWEEN *EUCALYPTUS*
HARVEST RESIDUES OF DIFFERENT COMPOSITION AND N STATUS

A. VERSINI^{a,b,c}, J.-P. LACLAU^{a,d}, L. MARECHAL^{a,b}, J. RANGER^c, A. DIAMESSO^b & B. ZELLER^c

^a CIRAD, UMR111, Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & Agro-écosystèmes, F34060 Montpellier, France ; ^b Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des Plantations Industrielles, BP 1291- Pointe Noire, Republic of Congo ; ^c INRA, UR1138, Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers, Champenoux, France ; ^d Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia, 05508-900, São Paulo, Brazil

Suggested journal for submission: Soil Biology and Biochemistry.

Abstract

Nitrogen release during the decomposition plays a crucial role in N cycling and in the functioning of N-poor ecosystems. Moreover, N transfers between decomposing components of the litter is regularly presented as a key mechanism responsible for the synergistic effect of litter mixtures on decomposition rates. We used bags containing three types of residues (1/leaves and twigs, 2/barks and 3/branches) derived from the harvest of two *Eucalyptus* stands to determine the factor controlling the decomposition of the different residues over more than two years. Each bag was established with one ¹⁵N-labelled residue for two unlabelled residues in a factorial design in order to discriminate endogenous and exogenous N and to measure N transfers between residues components. The decomposition rates of harvest residues was not significantly affected by climate probably as a result of the thickness of the O layer, on which residue were deposited. Leaves and twigs decomposed faster than barks and branches the first year, indicating an initial control of the residue composition on the decomposition process. However, the decomposition rates for barks and branches highly increased during the second year thanks to termite and fungi activity and the effect of residue composition over decomposition was finally counterbalanced by this biological control. As indicated by C/N increases, the nitrogen was partly retained in residue during the first year after the harvest probably thanks to microbial immobilization. The incorporation of exogenous N was also observed for barks and branches. The N transfers between residues were simultaneous and bidirectional, suggesting that transfers might be mediated by fungi. For a given sink, more N moved from high-N source residues than from low-N source residues. At the reverse, for a given source, more N moved to high-N sink residues than to low-N sink residues. These results show that N transfers are controlled both by the N concentration of sources and sinks when the N status of the decomposing components are strongly different.

Keywords

¹⁵N-labelling; *Eucalyptus* harvest residues, Decomposition; Mineralization; Nitrogen transfer

1. Introduction

In forest ecosystems, plant litter returns after senescence and subsequent decomposition constitutes a major flux of energy and matter and a crucial step in biogeochemical cycles (Swift *et al.*, 1979; Sayer, 2006). The nutrient contained in litter can be either rapidly released during litter decomposition and recycling into the biological subcycle or enclosed into stabilized organic matter. Therefore, the decomposition process has a direct control over the C cycle, the nutrient availability, and consequently, plant growth and community structure (Wardle *et al.*, 2002; Coleman *et al.*, 2004; Bardgett *et al.*, 2005).

It is widely assumed that litter decomposition is mainly controlled by climate, litter quality and decomposer communities (Couteaux *et al.*, 1995; Aerts, 1997; Zhang *et al.*, 2008) even if the relative contributions of these factors are still under debate for tropical forest (Zhang *et al.*, 2008; Yang and Chen, 2009; Coq *et al.*, 2011). A pan-tropical study showed that litter decomposition was rapid and related to precipitations under these latitudes but failed to assess the relationship between climatic, mesofaunal and litter type effects (Powers *et al.*, 2009). The decomposition drivers under tropics appear to be site-specific and have still to be studied at local scales.

Another factor affecting litter decomposition is the material diversity in chemical composition and resource availability. Mixtures of leaves from different species often decompose differently as a whole than would be predicted from the dynamics of each species separately (Blumfield *et al.*, 2004; Gartner and Cardon, 2004; Hättenschwiler and Gasser, 2005). This feature can result from interactions among microenvironments, differing in microbial functioning, community composition, and resource needs. Litter mixtures decompose most often faster than would be predicted, suggesting that resources from a high-resource leaf can prime microbial attack on lower resource material but opposite trends can nevertheless be observed (Hättenschwiler *et al.*, 2005). Several studies, based on nutrient budget calculations, have suggest net nutrient transfer between leaves in some two-species litter mixtures commonly towards the species of low nutrient status (Briones and Ineson, 1996; Salamanca *et al.*, 1998). Isotopic tracers appeared as a useful tool to study nutrient interactions between mixtures of material from different quality. Several authors had noticed, from ¹⁵N

labelling studies, the incorporation of exogenous N in parallel of endogenous N release (Berg, 1988; Blair *et al.*, 1992; Setälä *et al.*, 1996; Zeller *et al.*, 2000; D'Annunzio *et al.*, 2008). Schwendener *et al.* (2005) observed gross N transfers from high-N to low-N leaves but same amount of N release to the soil from leaf mixture or from the sum of individual N releases, indicating an additive effect of the two species on N release and soil mineral N, with gross interactions between them cancelling net interactive effects. Schimel and Hättenschwiler (2007) showed from ^{15}N labelled leaf mixtures, that N transfers were higher from high-N to low-N leaves than the reverse. They also showed that these transfers were controlled entirely by the N status of the source leaf, rather than by the difference in N-status of the leaves or by the characteristics of the sink leaf. Their results matched with N mineralization theories (Schimel and Bennett, 2004), assuming that microbes at a specific site control how much N is available to move to another microsite in the soil. To this day, the study of nutrient movement between materials have focused on decomposing high-N leaf mixtures and nutrient movement between larger N-status material such as leaves, barks and branches had never been experimentally investigated.

In Congolese *Eucalyptus* plantations, N is the main nutrient limiting tree growth (Bouillet *et al.*, 2004) and thus likely the microbial biomass. The biogeochemical cycle is very conservative for this element throughout a *Eucalyptus* rotation thanks to high N recycling rate by internal translocations and efficient tree uptake after litterfall restitution by a dense root mat in the organic layer (Laclau *et al.*, 2001; Laclau *et al.*, 2003; Laclau *et al.*, 2004). Nevertheless, it has been shown in commercial plantations that the input-output budget for N was strongly unbalanced, as a result of bole removal at the end of the rotation (Laclau *et al.*, 2005). Nitrogen transfer mechanism after mineralization may play an important role for the sustainability of these plantations, maintaining N within the O layer and providing a progressive release of N synchronized with plant uptake.

We study decomposition and N mineralization rate of residue differing by their quality. We take advantages from ^{15}N labelled-harvest residues (leaves, barks and branches) to determine endogenous N release, exogenous N incorporation in each residue component and transfers between residue components. We hypothesized that i) decomposition rate

was affected by climate and varied among harvest residue components relatively to their quality, ii) N mineralization was linked to residue quality among residue component, and iii) N transfers were related to initial N status of residue components as proposed by Schimel and Hättenschwiler (2007).

2. Material and methods

2.1 Study site

The study site of Kondi is located on the coastal area of Congo (4° 34' S, 11° 54' E, 100 m elevation). The climate is sub-equatorial with a rainy season from October to May and a dry season from June to September. Mean annual rainfall is about 1350 mm, and mean annual temperature is 25°C with limited seasonal variations of about 5°C. The soil is classified as Ferralic Arenosols (FAO classification). Briefly, this soil is characterized by a homogeneous sandy texture down to more than ten meters, moderately acidic soil pH, and very low amounts of exchangeable base cations and organic matter. The soil mineralogy is dominated by quartz and kaolinite and nutrient bearing minerals are very scarce. A thorough description of the soil at the study site can be found in Mareschal *et al.* (2011).

The experiment was led at the same time on two nearby stands (200 m away). The first stand was a 3rd rotation firstly afforested on savannah in 1992 and planted with the 18-52 clone of the hybrid *Eucalyptus urophylla* (ST Blake) x *E. grandis* (Hill ex Maid.) at a stocking rate of 800 trees per ha. The second stand was a 2nd rotation afforested in 2001 with the natural *Eucalyptus* hybrid 1-41 planted at a stocking density of 532 trees per ha. The two stands were harvested in March 2009 and the 18-52 clone was replanted in June 2009 at a stocking density of 800 trees per ha on the two stands. The resulting litter exhibited thickness of 7.3 and 4.7 cm respectively for the 3rd and the 2nd rotation stands.

2.2 Litter harvesting

At harvesting, unlabelled residue were collected in these 2 stands. 3 components of residues were considered: 1/ leaves and twigs ($\varnothing < 1$ cm), 2/ barks and 3/ branches ($1 \text{ cm} < \varnothing < 3 \text{ cm}$). In March 2005, a fertilization experiment was set up at 20 km from our

study site (for further details see D'Annunzio, 2008) where 40 cuttings of the 1-41 and the 18-52 clones (20 trees per clone) were labelled at planting with 160 g of unlabelled N ammonium-nitrate and 40 g of ^{15}N ammonium-nitrate (^{15}N atom excess of 10 %), applied at 0-15 cm soil depth around each tree. Labelled trees were cut on March 2009 and labelled residues collected and separated in the same 3 classes than for unlabeled residues. Material was stored from the harvesting in March until the residue-bags deposition on the field in April for the 18-52 clone and in May for the 1-41 clone.

2.3 Residue-bags design

Residue-bags were prepared, using a 1 mm nylon mesh, with internal dimensions of 22 x 30 cm width and 5 cm height. This mesh size allowed retention of leaf litter during fragmentation, thus preventing the loss of litter from the bags. Small slits (length about 1.5 cm) were made at the top of the bags in order to avoid macrofauna exclusion resulting from the mesh size. Residue amounts for the 2 *Eucalyptus* clones were calculated from biomass data of the previous rotation in order to reflect real amounts of residues at the forest floor after harvesting. We established a complete factorial design in which every labelled component was associated with the 2 other unlabelled residue components (Figure 1). For the 18-52 clone, bags contained about 150 g of leaves and twigs, 95 g of barks and 40 g of branches. For the 1-41 clone, bags were filled in with 145 g of leaves and twigs, 100 g of barks and 26 g of branches. Each association (labelled/unlabelled residue components) was replicated 27 times for each *Eucalyptus* clone, for a total of 162 bags. 72 bags were installed on the 29 of April, 2009 and on the 25 of May, 2009 respectively for the 18-52 and the 1-41 *Eucalyptus* clones. These bags were deposited in the inter-row and over the litter accumulated through the past rotations in 3 different places (10 m away). The differences in the number of rotation had a direct impact on the litter thickness which was about 5 and 8 cm in the second and third rotation, respectively. The 18 remaining bags were sampled at the beginning of the study in order to determine initial dry mass and composition of each residue component (3 bags per association and per *Eucalyptus* clone).

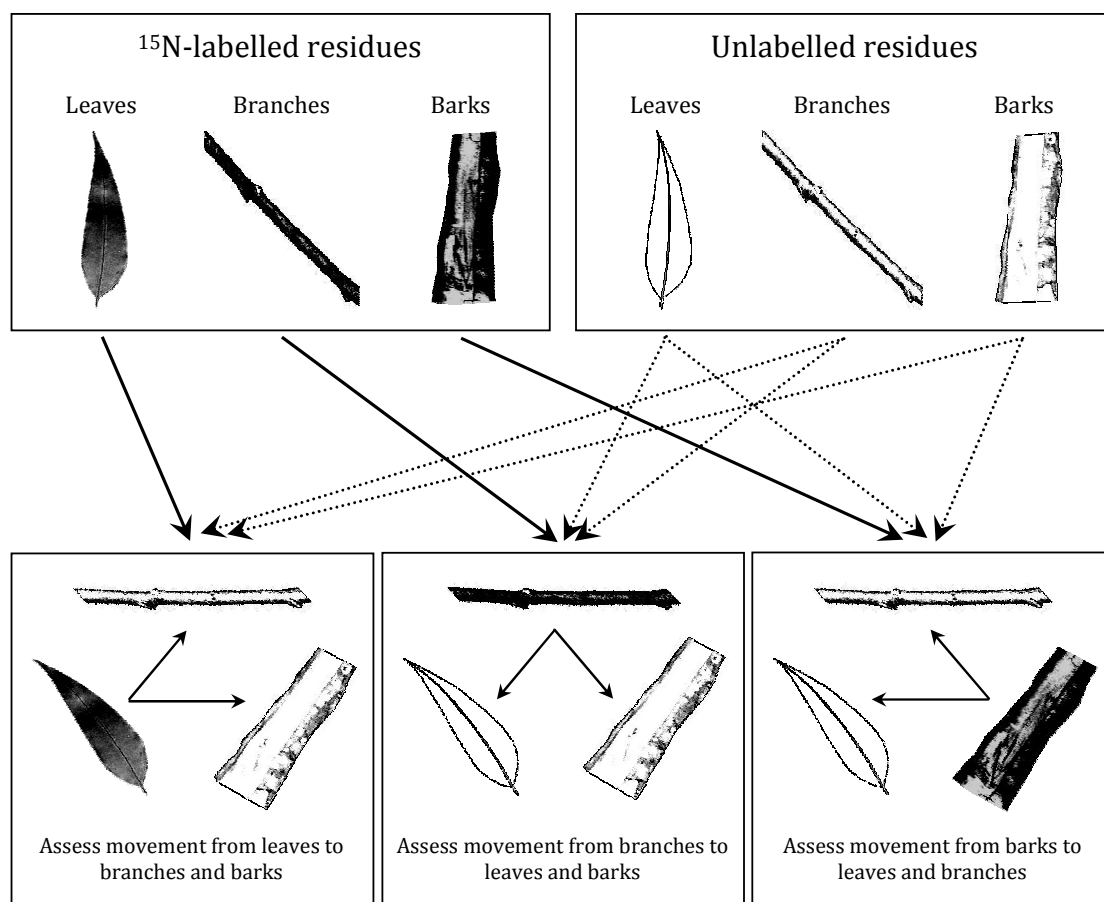


Figure 1 Simplified schematic of the experimental design, illustrating the reciprocal labelling approach we used to evaluate multi-directional N movement within residue bags.

2.4 Sampling and chemical analyses

For each association and *Eucalyptus* clone, 3 bags were recovered every 3 months over the 2 studied years. Residue components were separated and living roots were removed carefully by hand. Samples were oven-dried at 65 °C till constant weight and weighed. Samples were ground and send to France.

C, N and ^{15}N concentrations of each sample were determined by Elemental Analysis-Isotopic Ratio Mass Spectrometer (Delta S, Thermofinnigan, Germany) in the INRA of Nancy, France.

Water-extractable, hemicellulose, cellulose and lignin proportions were determined for 1 sample of mean C/N at each date, for both residue component and *Eucalyptus* clone,

according to Van Soest *et al.* (1991) with modifications. Briefly, for each sample, 3 capsules were filled with 1g of dry matter and underwent successive digestion. The residues of the first digestion contained the fraction that does not dissolve in a neutral detergent (NDF), the residues of the second digestion contained the fraction that does not dissolve in an acidic detergent and the last attacks the fraction that does not dissolved in a strong acid. The 3 capsules were oven-dried at 65 °C till constant weight and weighed. N concentrations were measured in resulting fractions with a CHN analyser (NCS 2500, ThermoQuest, CE Instrument, Wigan, UK). Soluble amount was determined by the deduction of NDF from the initial DM, hemicellulose amount by the deduction of the ADF from the NDF fraction, cellulose by the deduction of the ADL from the ADF fraction and lignin corresponded to the ADL fraction. Total ash content was determined for each sample after combustion of a subsample in a muffle furnace at 450 °C for 6 h. The proportion of ash in each Van Soest fraction was quantified on 3 sample of each residue component and subsequent values were applied to total ash content calculated just above. Nitrogen amount contained in each fraction was calculated from fraction amounts and N concentrations.

The amount of ^{15}N tracer (^{15}N excess) in each sample or compartment was given by the equation:

$$^{15}\text{N}_{\text{excess}} = (A^{15}\text{N}_{\text{sample}} - A^{15}\text{N}_{\text{control}}) \times N_{\text{sample}} \times \text{mass}_{\text{sample}} \quad (1)$$

where $A^{15}\text{N}$ are the abundance units ($A^{15}\text{N} = \frac{^{15}\text{N}}{^{15}\text{N} + ^{14}\text{N}}, \%$), N_{sample} is the N concentration ($\text{mg N g}^{-1} \text{ DM}$) and $\text{mass}_{\text{sample}}$ is the dry mass of the sample (g DM m^{-2}). The control values were defined from unlabelled residue component sampled at the beginning of the experiment for each residue component and *Eucalyptus* clone.

During decomposition, exogenous N can be incorporated into residues simultaneously to endogenous N release. The endogenous amount of N in residues along experiment was calculated from the ^{15}N mass excess recovery in ^{15}N -labelled residues and N amounts.

$$\text{EndoN}_{\text{TX}} = \frac{^{15}\text{N}_{\text{excess}_{\text{TX}}}}{^{15}\text{N}_{\text{excess}_{\text{T0}}}} \times N_{\text{T0}} \quad (2)$$

where $EndoN_{TX}$ is the amount of endogenous N still remaining at the date X ($g\ N\ m^{-2}$), $^{15}N_{excess_{TX}}$ and $^{15}N_{excess_{T0}}$ are the amount of ^{15}N contained in residues at the date X and at the deposition of the bags, respectively ($mg\ ^{15}N\ m^{-2}$), N_{T0} is the amount of N contained in residues at the deposition of the bags ($g\ N\ m^{-2}$).

The exogenous N proportion was calculated at each date deducting the endogenous N content from total N content:

$$ExoN_{TX} = N_{TX} - EndoN_{TX} \quad (3)$$

Gross transfer was a one-way movement of N from one residue to another, while net transfer was calculated from differential gross N-flows between these two components.

2.5 Statistics

The rate of decomposition was estimated using a classical exponential decay model:

$$\frac{DM_t}{DM_{t0}} = e^{-kt} \quad (4)$$

where DM_t/DM_{t0} is the proportion of residue material remaining at time t measured in years, and k the decomposition constant (year). This model was used separately for the first and the second year and on the overall study period. This model was also used to calculate the mean life ($t_{1/2}$, year $^{-1}$) of the different residue components on the overall study.

Three-way analysis of variances (ANOVA) was used to check effect of *Eucalyptus* clone, residue component and years on decomposition rates (k) calculated from the last date of each year. Two-way analysis of variances (ANOVA) was used to check effect of *Eucalyptus* clone and residue component on decomposition rates (k) of the first year.

Pearson correlation coefficients were computed between decomposition rates and litter quality index (initial N content, C/N, lignin/N...) or cumulated rainfall measured with a close weather station (200 m away).

Table 1 Initial N concentration, C/N, water- and detergent-soluble, Hemicellulose, Cellulose and lignin fractions, Lignin/N of residue components for the two *Eucalyptus* clones.

<i>Eucalyptus</i> clone	Residue Component	N concentration (%)	C/N	Water- soluble (%)	Detergent- soluble (%)	Hemicell. (%)	Cellulose (%)	Lignin (%)	Lignin/N
18-52	Leaves and twigs	1.17 ± 0.34	43.1 ± 1.3	28	14	9	31	18	15
	Barks	0.20 ± 0.09	228.6 ± 10.9	22	4	8	53	14	68
	Branches	0.15 ± 0.07	350.7 ± 13.2	11	4	7	65	13	86
1-41	Leaves and twigs	1.94 ± 0.77	26.8 ± 1.0	32	16	12	20	20	10
	Barks	0.37 ± 0.15	123.6 ± 5.4	23	4	7	47	19	51
	Branches	0.23 ± 0.18	219.1 ± 15.3	9	7	10	63	11	48

All the data were processed by using the SAS 9.2 software package (SAS Inc., Cary, NC, USA). The probability level used to determine significance was $P < 0.05$.

3. Results

3.1 Mass loss

Over the whole study period, mass loss was not significantly affected by the type of harvest residue (Table 2). The decomposition of the L+T component was not significantly different between the two studied years with $36 \pm 4\%$ of C loss for the first year and $29 \pm 4\%$ for the second year (Table 3, Figure 2). By contrast, the decomposition of barks and branches respectively increased from 20 ± 0 and $16 \pm 1\%$ the first year to 39 ± 13 and $46 \pm 10\%$ of C loss the second year (Table 3, Figure 2). The decomposition rates were not influenced by the *Eucalyptus* clone during the first year but were significantly higher for the 1-41 stand than for the 18-52 *Eucalyptus* stand with respectively 72 and 56% of C loss over the study period (Table 2 and 3, Figure 2).

Table 2 Effect of *Eucalyptus* clone, harvest residue component and years on decomposition rates from a 3-way ANOVA ($n = 9$). The decomposition constant k was calculated for each *Eucalyptus* clone, residue component and year. The probability level used to determine significance was $P < 0.05$.

Variables	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
<i>Eucalyptus</i> clone	1	1.13	1.13	10.62	0.00 *
Slash component	2	0.32	0.16	1.52	0.22
Year	1	6.50	6.50	60.97	0.00 *
<i>Eucalyptus</i> clone x Slash component	2	0.05	0.02	0.22	0.80
<i>Eucalyptus</i> clone x Year	1	0.88	0.88	8.25	0.01 *
Slash component x Year	2	1.67	0.83	7.81	0.00 *
<i>Eucalyptus</i> clone x Slash component x Year	2	0.19	0.10	0.91	0.41

The L+T component contained initially about $46 \pm 5\%$ of soluble compounds of which $30 \pm 2\%$ was water-soluble (Table 1). This last fraction progressively dropped to $12 \pm 1\%$ during the first year and remained constant over the second year, while the proportion of the cellulose fraction increased the second year for L+T component (Figure 3).

Table 3 Carbon loss (%) during the first year, the second year and over the study period, decomposition constant (k , year⁻¹), r^2 of the model, and half life ($t_{1/2}$, year) of harvest residue for the 18-52 and the 1-41 *Eucalyptus* clones. The decomposition constant k was calculated from four dates for the first and the second year and from eight dates for the overall study.

Clone	Component	First year			Second year			Overall study			
		C loss %	k year ⁻¹	r^2	C loss %	k year ⁻¹	r^2	C loss %	k year ⁻¹	r^2	$t_{1/2}$ year
18-52	Leaves and twigs	33	0.40	0.96	26	0.47	0.99	59	0.44	0.99	1.58
	Barks	20	0.22	0.90	29	0.47	0.91	49	0.37	0.94	1.90
	Branches	17	0.18	0.91	39	0.58	0.95	56	0.37	0.89	1.90
1-41	Leaves and twigs	38	0.55	0.90	32	0.73	0.93	70	0.55	0.94	1.27
	Barks	20	0.26	0.9	48	0.88	0.93	68	0.58	0.91	1.19
	Branches	15	0.15	0.91	53	1.02	0.97	68	0.55	0.85	1.27

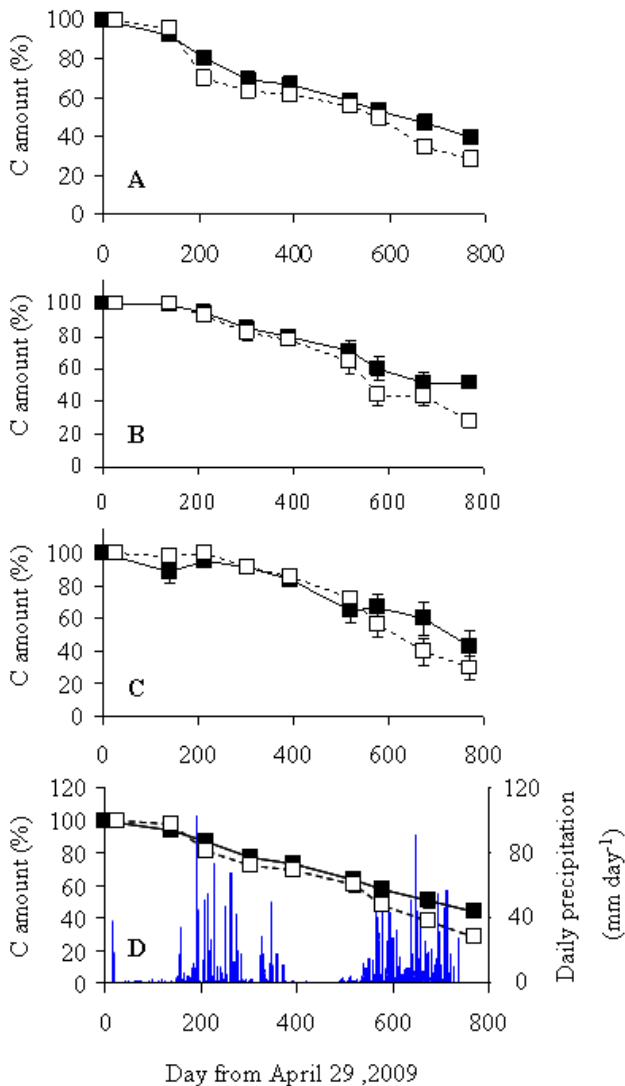


Figure 2 Temporal variation of C amount for leaves and twigs (A), barks (B), branches (C) and total dry matter (D) for the 18-52 clone (black-filled squares) and the 1-41 *Eucalyptus* clone (empty squares). Daily precipitations were also represented (D). Error bars indicate SEs of the mean ($n=9$).

The biochemical fractions in the bark and branch components were quite constant over time and dominated by the lignin fraction with accounted for $49\pm7\%$ and $63\pm5\%$ of their respective masses (Figure 3).

The decomposition rate calculated between each sampling date was neither related to lignin/N ($R = -0.02$, $P = 0.15$, $n = 48$) nor to cumulated rainfall between each sampling date ($R = 0.28$, $P = 0.052$, $n = 48$).

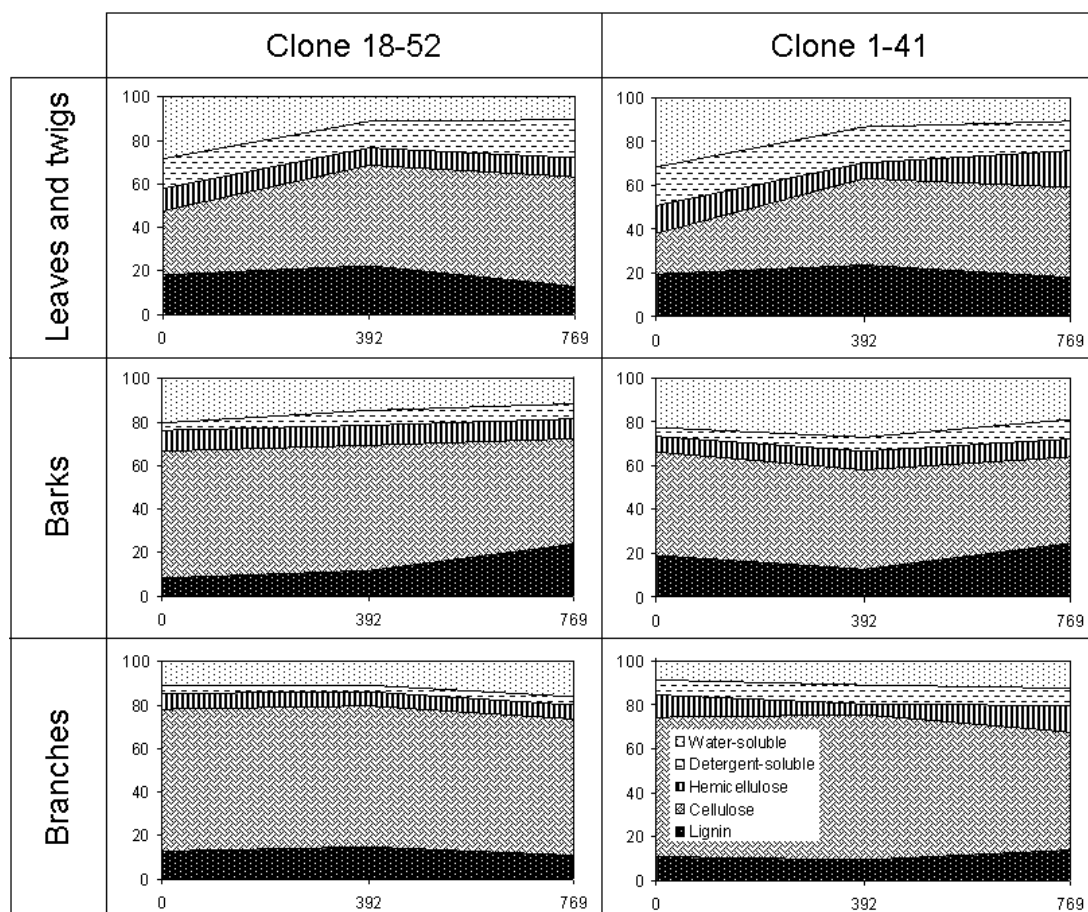


Figure 3 Temporal variations of the relative mass (%) of water- and detergent-soluble, hemicellulose, cellulose and lignin fractions in residue components and *Eucalyptus* clones along study.

3.2 N dynamic

Nitrogen was progressively released from L+T during decomposition. N release was correlated to mass loss ($R^2=0.90$ and 0.77 respectively for 1-41 and 18-52 *Eucalyptus* clones). The C/N of L+T decreased over the first six dates of the study, indicating that a part of the N was retained (Figure 4). After two years of decomposition, $36\pm 9\%$ of the initial N was still remaining in L+T (Figure 5). The incorporation of exogenous N was very low in the L+T component (Figure 5). The N was mainly located in the soluble fraction for the leaves, the proportion located in the cellulose fraction increased in the 18-52 stand at the end of the study period (Figure 6).

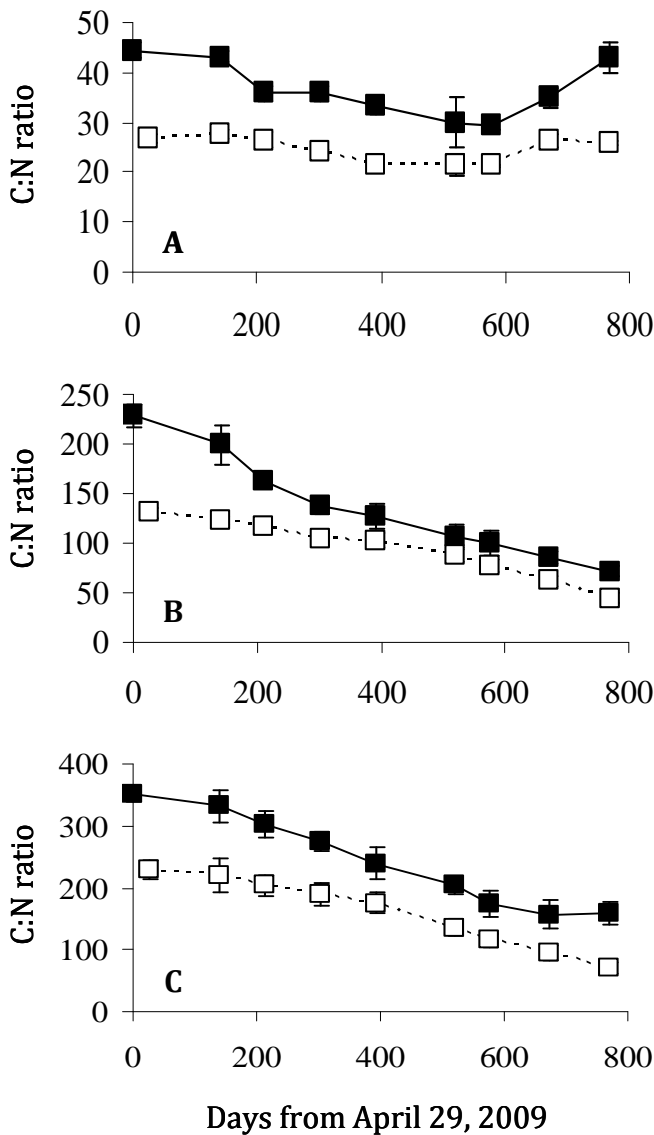


Figure 4 Temporal variation of C:N ratio for leaves and twigs (A), barks (B) and branches (C) for the 18-52 clone (black-filled squares) and the 1-41 *Eucalyptus* clone (empty squares). Error bars indicate SEs of the mean ($n=9$).

Simultaneous release and incorporation of endogenous and exogenous N were observed for the 1-41 barks with 57 and 20 % of initial N recovered as endo-N and exo-N after two years of decomposition, respectively (Figure 5). The endogenous N amount was well conserved over time with 93 % still remaining in 18-52 barks at the end of the experiment (Figure 4). Large amount of exogenous N was incorporated in 18-52 barks as indicated by the C/N increase, leading to N accumulation within this component (Figure 3 and 5). The proportion of N contained in the cellulose fraction increased over study (Figure 6).

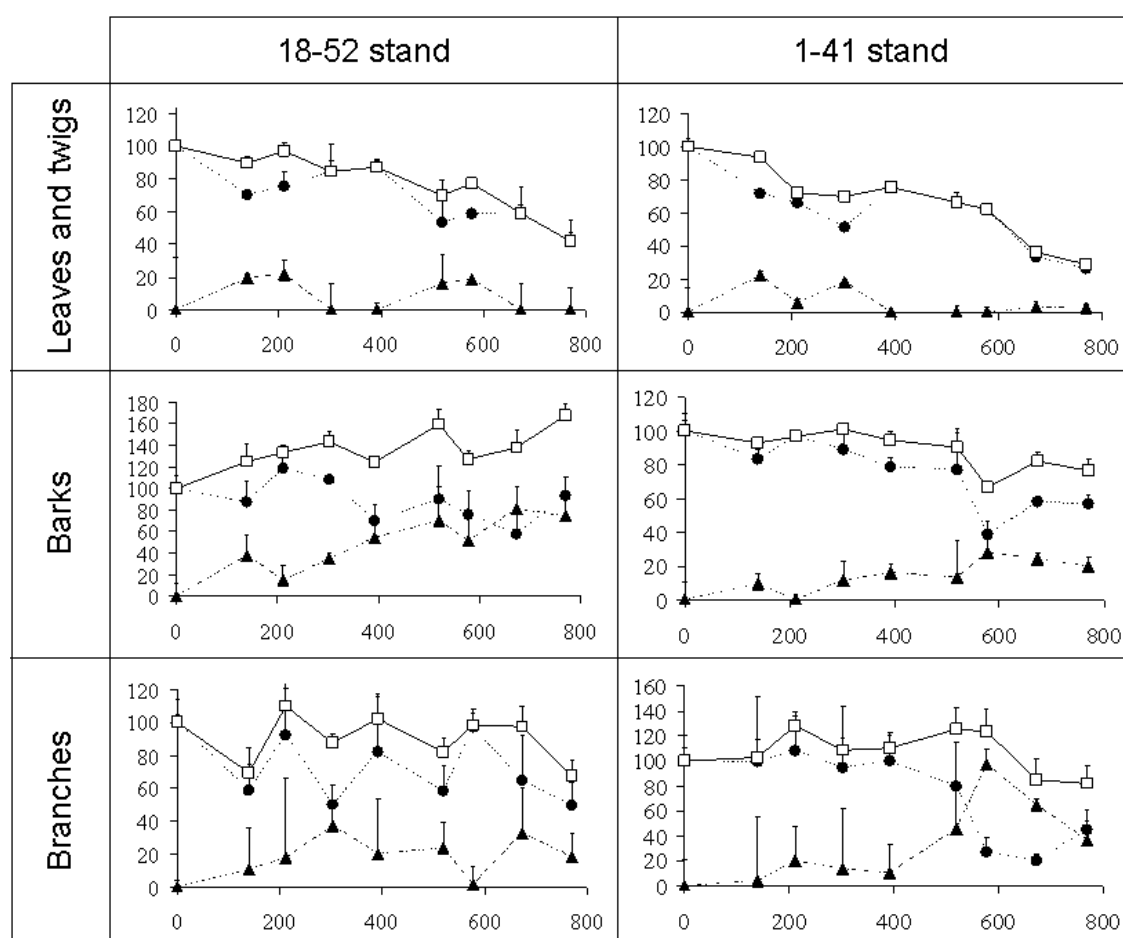


Figure 5 Evolution of total N (empty squares), endogenous N (black-filled circles) and exogenous N (black-filled triangles) relative to initial N content (%) for leaves and twigs, barks and branches for the two stands. Values of Endo-N were estimated from equation 2 and Exo-N from equation 3.

The N release was slowest for branches with $74 \pm 8\%$ of initial N still remaining after two years (Figure 5). Exogenous N exhibited variability for the 18-52 branches but was on the average of 20 % over the 8 sampling dates. In the 1-41 stand, the incorporation of endogenous N was observed during the second year with a subsequent rapid loss of this exo-N at the end of the study (Figure 5). The proportion of N contained in the soluble fraction increased over the study period (Figure 6).

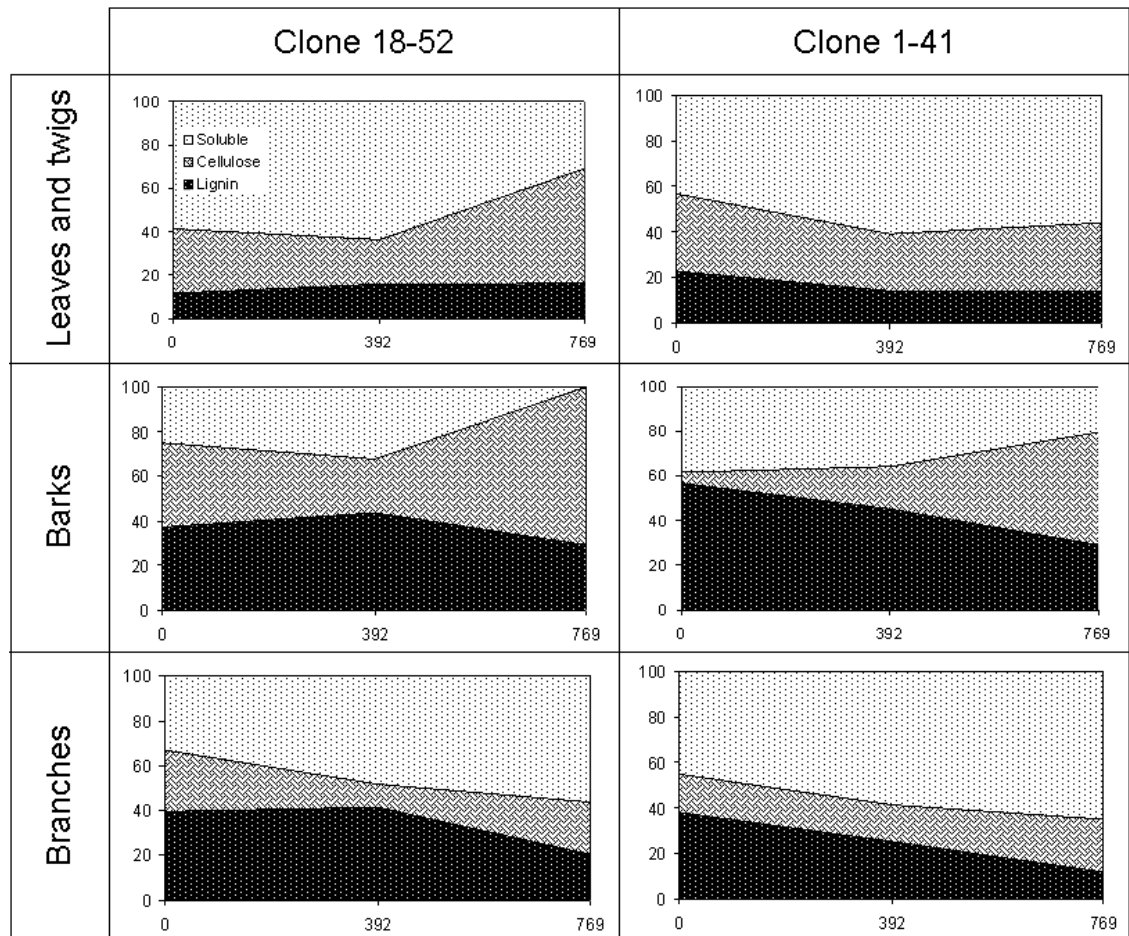


Figure 6 Evolution of the proportion of N in the soluble, cellulose and lignin fractions in residue components and *Eucalyptus* clones along study.

Positive linear relationships were found between cumulated mass loss and N concentrations along the study for barks ($R^2=0.93$ and 0.85 for 18-52 and 1-41 *Eucalyptus* clones, respectively), branches ($R^2=0.90$ and 0.94 for 18-52 and 1-41 *Eucalyptus* clones, respectively) and leaves only on the first 6 sampling dates ($R^2=0.73$

and 0.72 for 18-52 and 1-41 *Eucalyptus* clones, respectively. On the two last sampling dates, N concentrations sharply decreased for L+T components of both stands.

3.3 N transfers between residue components

Overall, progressive ^{15}N enrichment was measured in each unlabelled residue component (Figure 7). The higher ^{15}N gross transfers were observed between leaves and barks components. N transfers were low the first year while they significantly increased the second year. The transfers appeared to be simultaneous and bidirectional (Figure 7). Positive net transfers from leaves to barks over the studied period indicating higher gross transfer from leaves to barks than the reverse (Table 4). The gross transfers were of the same level of magnitude between leaves and branches or between barks and branches, indicating that net transfers were balanced between these compartments (Table 4). The N amount transferred represented less than 3 % of the total N remaining in residue bags at each date and transfers were higher from high-N components to low-N components than the reverse. The gross transfers were higher for the 1-41 than for the 18-52 *Eucalyptus* stand but were found of the same order of magnitude when related to initial N amount contained in residues. Overall, gross transfers from barks and branches to leaves represented 2 and 1 % of leaves N while transfers from leaves and branches represented respectively 10 and 1 % of barks N and transfers from leaves and barks 22 and 9 % of branches N. For a given source of ^{15}N , the lower the C/N of the sink component and the higher the ^{15}N transferred (Figure 8). Inversely, for a given sink, the ^{15}N transfers were systematically higher for the source with the lower C/N.

Table 4 Net transfers of ^{15}N between residue components ($\text{mg } ^{15}\text{N m}^{-2}$) calculated from the differences between gross transfers over different periods.

Period	Leaves/Barks	Leaves/Branches	Barks/Branches
First year	0.02	-0.04	0.00
Second year	0.19	-0.01	0.00
2 last dates	0.42	0.03	-0.01
Overall study	0.10	-0.02	0.00

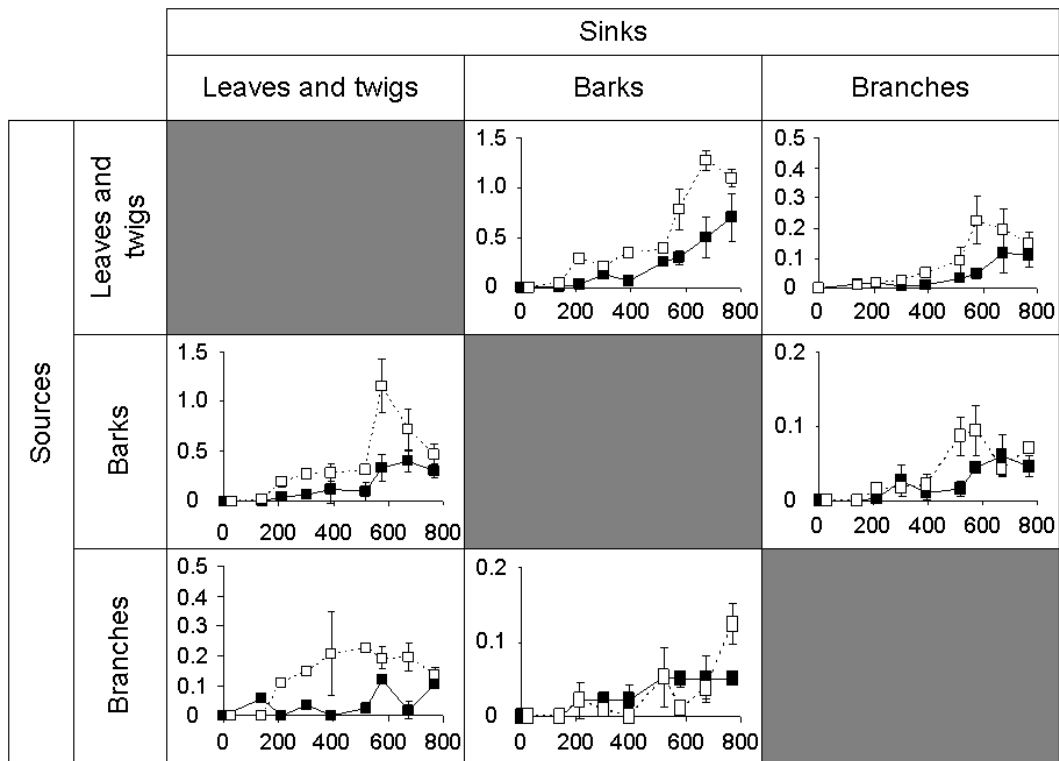


Figure 7 Amounts of ^{15}N transferred between residues (mg $^{15}\text{N m}^{-2}$) for 18-52 (black-filled circles) and 1-41 *Eucalyptus* clone (white-filled squares) over experiment.

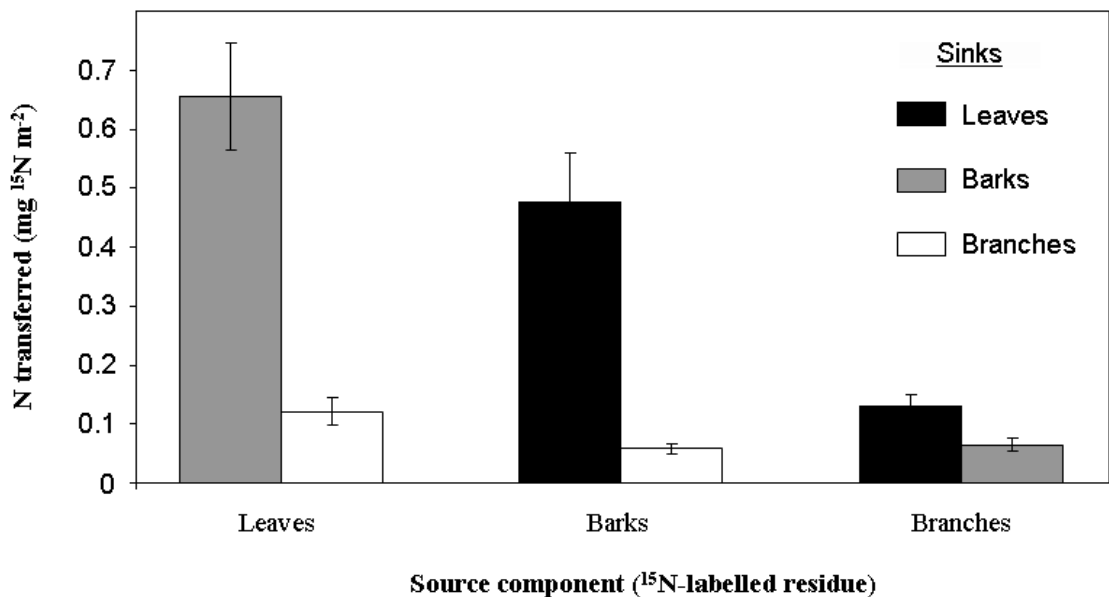


Figure 8 Mean gross ^{15}N transfers over the four dates of the second year and between residue components. Error bars indicate SEs of the mean ($n=24$).

4. Discussion

4.1 Controls over residue decomposition

The decomposition rate of harvest residues was not significantly affected by climate despite high seasonal variability of rainfall and soil water content (Versini *et al.*, 2012a). As most of the tropical forest, precipitation is the most varying climatic factor in Congo since temperatures are quite constant over the course of the year (Cusack *et al.*, 2009). Nevertheless, the effect of precipitations over decomposition were almost significant for the 1-41 *Eucalyptus* clone and decomposition rates were significantly higher in the 1-41 stand than in the 18-52 stand where an additional rotation has led to greater accumulation of litter. This feature may indicate that the thickness of the O layer, on which residue were deposited, influenced decomposition rates and that climate influence over residue decomposition might be cancelled by the buffering effect of the O layer. Indeed, litter cover acts as a protective layer by buffering changes in soil water content (Sayer, 2006) and microbial activity is optimized at the organo-mineral interlayer (Henriksen and Breland, 2002; Hernández *et al.*, 2009). The decomposition rate of L+T residues was medium (0.44-0.55 year⁻¹) and well representatives of published values ranging between 0.24 and 0.98 year⁻¹ among world *Eucalyptus* plantations (Woods and Raison, 1983; Baker and Attiwill, 1985; O'Connell, 1987; Guo and Sims, 1999; Hernández *et al.*, 2009) or among 5 neotropical forest (0.27-1.37 year⁻¹, Cusack *et al.*, 2009). The water-soluble and hemicellulose fractions were preferentially decomposed the first year, probably as a result of preferential decomposition of leaves rather than twigs. Moreover, the cellulose fraction which characterised twigs or branches was not decomposed during the first year in L+T residues. The slow decomposition rates observed during the first year for barks and branches were in agreement with other *Eucalyptus* bag studies involving barks and branches (O'Connell *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2009). The L+T residues exhibited significantly higher decomposition rates than barks and branches the first year after residue deposition in the two stands, underlining the influence of the residue composition on the decomposition process the first year after residue deposition. However, the decomposition rates highly increased during the second year for barks and branches and differences of decomposition rate between residue types were no longer

significant at the end of the study period. The high difference of decomposition rates observed between the first and the second year for barks and branches were likely to be related to termite and fungi recolonization at the onset of the second year. Furthermore, the biochemical organic fractions appeared to contribute almost equally to decomposition of barks and branches, most likely indicating a fractionation of material rather than an actual process of humification in litterbags. Harvesting decrease termite density as a result of microclimate changes and substrate modification (Mboukou-Kimbatsa and Bernhard-Reversat, 2001). Fungi also disappeared from the topsoil layer the first year after harvesting (Versini *et al.*, 2012b), fungi are very sensitive to polyphenols (Swift *et al.*, 1979; Kuiters, 1990; Hättenschwiler and Vitousek, 2000) which are released during the early stages of *Eucalyptus* litter decay (Bernhard-Reversat, 1999; Chapuis-Lardy *et al.*, 2002) and to moisture decrease in the litter layer after harvesting (Allison and Treseder, 2008; Brockett *et al.*, 2012). Our result showed that the effect of residue composition over decomposition was offset by the biological control the second year after harvesting. The differences in decomposition rates between stands during the second year while no differences were observed the first year, supported the idea of Henriksen and Breland (2002) that the decrease of decomposition rate when litter-soil contact was low is explained by an insufficient fungal colonization. We found also no significant relationships between decomposition rates and quality factors combining lignin and N over the study, despite these indexes have traditionally been used to predict decomposition rate of plant material (Tripathi and Singh, 1992; Briones and Ineson, 1996; Burgess *et al.*, 2002). Several studies recently showed the difficulty to predict decomposition rates from climate factors or nutrients concentrations of decomposing material in tropical forests (Hättenschwiler *et al.*, 2011; Waring, 2012), highlighting the potential importance of soil fauna in decomposition process for nutrient-poor wet tropical systems (Wall *et al.*, 2008) or complex plant compounds (Coq *et al.*, 2010; Waring, 2012).

4.2 N dynamic in decomposing residues

As generalized by Berg and Cortina (1995), the N concentrations increase relatively faster with accumulated mass loss when the initial N concentration is higher (result not shown). The N was partly retained in residues during decomposition as indicated by the

positive relationships between mass loss and N concentrations. Therefore, no substantial loss of N in L+T or decrease of the proportion of N in the soluble fraction were observed during the first year despite high amount of water-soluble compounds lost from fresh *Eucalyptus* leaves. The absence of early leaching phase, defined as the rapid release of initially leachable N (Berg and Laskowski, 2005), suggest a rapid microbial immobilization of N after mineralization while C might be mainly lost by microbial respiration. This general feature has been described for long time and resulted in continuous C/N decrease throughout decomposition.

The incorporation of exogenous N partly contributed to this increase in barks and branches. In view of the experimental design, exogenous N was unlikely to derive from underlying litter or mineral soil but rather from others decomposing residues contained in the same bag, most likely explaining the lack of N incorporation in the L+T component over the study. Moreover, the deposition of throughfall N on the residues was unlikely to occur since the bags were deposited in the middle of the interrow of these young plantations. The incorporation of large amount of N led to net N accumulation in the cellulose fraction of the 18-52 barks. By contrast, the N retained in branches was rather located in the soluble fraction since the N amount in this fraction increased over the study period for both stand. Fioretto *et al.* (2005) observed that most of the N was located in the acid-detergent-soluble fraction after 36 months of decomposition of three Mediterranean-species leaves, indicating that this fraction was probably composed of microbial compounds such as chitin and peptidoglicans. Many studies have suggested that the increase in N content during decomposition could be related to the increasing importance of the lignin fraction which decomposes rather slowly and to the neoformation of lignin-like compounds containing N during humification processes (Berg and Laskowski, 2005; Olk *et al.*, 2006). Such kind of trend was not observed in this study, probably because humification was not enough processed.

The N was progressively released from the L+T component throughout decomposition as express by the quite good relationship between N released and litter mass loss over the first six dates of the study period. At the two last dates, large share of N were released from L+T component, resulting in C/N increases close to initial values. This feature suggested that a threshold was reached from which N mineralization offset immobilization. Several authors have proposed breakpoint values between net

120

immobilization and net mineralization (Seneviratne, 2000; Trinsoutrot *et al.*, 2000; Palm *et al.*, 2001) but these values remained empirical statements and no general pattern emerged to this day since critical values largely differed between ecosystems (Berg and Laskowski, 2005).

4.3 Transfer of ^{15}N

The N transfers between residues were probably mediated by fungi in this study since they were simultaneous and bidirectional. Moreover, gross N transfers were significantly higher the second year than the first year after residue deposition and higher for the 1-41 stand than for the 18-52 stand, matching with mass loss trends explained above by fungal occurrence. The very low N transfers observed the first year despite usual precipitations should compromise transfers by leaching. Many authors reported transport and diffusion of element in fungal mycelia (Olsson, 1995; Tlalka *et al.*, 2002; Tiunov, 2009) and simultaneous and bidirectional translocation of element by fungus, such as P by a white rot fungus in decomposing wood (Lindahl *et al.*, 2001), cations by a brown rot fungus between decomposing wood and soil (Connolly and Jellison, 1997), C and N by fungi between litter and soil (Frey *et al.*, 2003), carbohydrates in single rhizomorphs of *Armillaria mellea* (Granlund *et al.*, 1985), carbohydrates but not N by fungi between N-poor pine needles and N-rich glycine (Boberg *et al.*, 2010).

The ^{15}N transfer was controlled by the N concentration of the labelled source residue as well as by the N concentration of the unlabelled sink residue. For a given sink, more N moved from high-N source residues than from low-N source residues. At the reverse, for a given source, more N moved to high-N sink residues than to low-N sink residues. This result contrasted with those of Schimel and Hättenschwiler (2007) who reported an one-way control of the N concentration of the source over N transfer between leaves of different N status. As predicted by these last authors, the sink effect on N transfers observed in this study was probably the result of the strong difference in N status between residues. Indeed, most of the studies have focused on nutrient transfers between leaves to this day.

Our results underlined that the potential for a given material to receive N is limited and positively related to its initial N concentration. This finding referred to the empirical linear relationship usually observed between mass loss and N accumulation of

decomposing litter, controlled by the initial N concentration (Berg and Laskowski, 2005). These results suggested the presence of a more precise regulation of biological and/or physico-chemical origin. Firstly, we can hypothesize that the higher the initial N concentrations of a material and the greater the associated microbial biomass. The potential of a given material to received and hold N would so be linked to the potential of its associated microbial biomass to immobilize N. Secondly, we can hypothesize that the capacity for a given material to hold N is linked to its physico-chemical composition. The first assumption was supported by the recovery of N in the soluble fraction for branches and the second one by N recovery in the cellulose fraction for barks.

We suggested that the N status of the source should determine the amount of N available to be transferred as referred to the N mineralization theory (Schimel and Bennett, 2004) but that the N-status of the sink should limit the magnitude of the transfers. The sink effect on N transfers should be so cancelled for component of quite similar compositions as in the study of Schimel and Hättenschwiler (2007).

5. Conclusion

In this N-poor ecosystem, the N was partly retained in residue during the first year after the harvest thanks to the rapid N immobilization by microbes. The increase of the N release was well synchronized with *Eucalyptus* root development at the onset of the second year. Mixing residues appeared to have little implication for N retention within the litter layer since most of the N transfers between residues were balanced. The L+T component was overwhelmingly the highest supply of N among residue types and the only net N transfers from this component was in way of barks and represented only about 5 % of the ^{15}N recovered in bags at the 3 last sampling dates.

Acknowledgements

We acknowledge CRDPI, the Republic of Congo and EFC. We thank JC. Mazoumbou, T. Matsoumbou and S. Ngoyi for residue-bag sampling and processing. We thank Alain Robert for termite identification. We show gratitude to Stephan Hättenschwiler for his welcome and his suggestions.

References

- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**, 439-449.
- Allison S.D. and Treseder K.K., 2008. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology* **14**, 2898-2909.
- Baker T.G. and Attiwill P.M., 1985. Loss of organic matter and elements from decomposing litter of *Eucalyptus obliqua* L'Herit. and *Pinus radiata* D. Don. *Australian Forest Research* **15**, 309-319.
- Bardgett R.D., Bowman W.D., Kaufmann R. and Schmidt S.K., 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **20**, 634-641.
- Berg B., 1988. Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VI. *Canadian Journal of Botany* **66**, 1539-1546.
- Berg B. and Cortina J., 1995. Nutrient dynamics in some decomposing leaf and needle litter types in a *Pinus sylvestris* forest. *Scandinavian journal of forest research* **10**, 1-11.
- Berg B. and Laskowski R., 2005. Nitrogen dynamics in decomposing litter. In: Bjorn, B., Ryszard, L. (Eds.), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 157-183.
- Bernhard-Reversat F., 1999. Changes in relationships between initial litter quality and CO_2 release during early laboratory decomposition of tropical leaf litters. *European Journal of Soil Biology* **34**, 117-122.
- Blair J.M., Crossley D.A. and Callahan L.C., 1992. Effects of litter quality and microarthropods on N dynamics and retention of exogenous ^{15}N in decomposing litter. *Biology and Fertility of Soils* **12**, 241-252.
- Blumfield T.J., Xu Z.H. and Saffigna P.G., 2004. Carbon and nitrogen dynamics under windrowed residues during the establishment phase of a second-rotation hoop pine plantation in subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* **200**, 279-291.
- Boberg J.B., Finlay R.D., Stenlid J. and Lindahl B.D., 2010. Fungal C translocation restricts N-mineralization in heterogeneous environments. *Functional Ecology* **24**, 454-459.
- Bouillet J.-P., Safou-Matondo R., Laclau J.-P., Nzila J.d.D., Ranger J. and Deleporte P., 2004. Pour une production durable des plantations d'*Eucalyptus* au Congo: la fertilisation. *Bois et forêts des tropiques* **279**, 23-35.
- Briones M.J.I. and Ineson P., 1996. Decomposition of *Eucalyptus* leaves in litter mixtures. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 1381-1388.
- Brockett B.F.T., Prescott C.E. and Grayston S.J., 2012. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry* **44**, 9-20.
- Burgess M.S., Mehuys G.R. and Madramootoo C.A., 2002. Nitrogen dynamics of decomposing corn residue components under three tillage systems. *Soil Science Society of America Journal* **66**, 1350-1358.
- Chapuis-Lardy L., Contour-Ansel D. and Bernhard-Reversat F., 2002. High-performance liquid chromatography of water-soluble phenolics in leaf litter of three *Eucalyptus* hybrids (Congo). *Plant Science* **163**, 217-222.

- Coleman D.C., Crossley Jr D.A. and Hendrix P.F., 2004. 5 - Decomposition and Nutrient Cycling. In, *Fundamentals of Soil Ecology* (Second Edition). Academic Press, Burlington, pp. 187-226.
- Connolly J.H. and Jellison J., 1997. Two-way translocation of cations by the brown rot fungus *Gloeophyllum trabeum*. *International Biodeterioration & Biodegradation* **39**, 181-188.
- Coq S., Souquet J.-M., Meudec E., Cheynier V. and Hättenschwiler S., 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* **91**, 2080-2091.
- Coq S., Weigel J., Butenschoten O., Bonal D. and Hättenschwiler S., 2011. Litter composition rather than plant presence affects decomposition of tropical litter mixtures. *Plant and Soil* **343**, 273-286.
- Couteaux M., Bottner P. and Berg B., 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 63-66.
- Cusack D.F., Chou W.W., Yang W.H., Harmon M.E., Silver W.L. and Lidet T., 2009. Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests. *Global Change Biology* **15**, 1339-1355.
- D'Annunzio R., 2008. Etude de la dynamique de la matière organique sous plantation clonale d'Eucalyptus au Congo. In. ENGREF/AgrosParisTech.
- D'Annunzio R., Zeller B., Nicolas M., Dhôte J.-F. and Saint-André L., 2008. Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter: Combining quality theory and ¹⁵N labelling experiments. *Soil Biology and Biochemistry* **40**, 322-333.
- Fioretto A., Di Nardo C., Papa S. and Fuggi A., 2005. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 1083-1091.
- Frey S.D., Six J. and Elliott E.T., 2003. Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil-litter interface. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 1001-1004.
- Gartner T.B. and Cardon Z.G., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**, 230-246.
- Granlund H.I., Jennings D.H. and Thompson W., 1985. Translocation of solutes along rhizomorphs of *Armillaria mellea*. *Transactions of the British Mycological Society* **84**, 111-119.
- Guo L.B. and Sims R.E.H., 1999. Litter decomposition and nutrient release via litter decomposition in New Zealand eucalypt short rotation forests. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **75**, 133-140.
- Hättenschwiler S., Coq S., Barantal S. and Handa I.T., 2011. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist* **189**, 950-965.
- Hättenschwiler S. and Gasser P., 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**, 1519-1524.
- Hättenschwiler S., Tiunov A.V. and Scheu S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**, 191-218.
- Hättenschwiler S. and Vitousek P.M., 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 238-243.

- Henriksen T. and Breland T., 2002. Carbon mineralization, fungal and bacterial growth, and enzyme activities as affected by contact between crop residues and soil. *Biology and Fertility of Soils* **35**, 41-48.
- Hernández J., del Pino A., Salvo L. and Arrarte G., 2009. Nutrient export and harvest residue decomposition patterns of a *Eucalyptus dunnii* Maiden plantation in temperate climate of Uruguay. *Forest Ecology and Management* **258**, 92-99.
- Hillel D., 1998. Environmental soil physics, San Diego.
- Kuiters A.T., 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botanica Neerlandica* **39**, 329-348.
- Laclau J.-P., Bouillet J.-P., Ranger J., Joffre R., Gouma R. and Saya A., 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a *Eucalyptus* hybrid. *Annals of Botany* **88**, 1079-1092.
- Laclau J.-P., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-André L., Marlet S. and Bouillet J.-P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management* **210**, 375-391.
- Laclau J.P., Deleporte P., Ranger J., Bouillet J.P. and Kazotti G., 2003. Nutrient dynamics throughout the rotation of *Eucalyptus* clonal stands in Congo. *Annals of Botany* **91**, 879-892.
- Laclau J.P., Toutain F., Thongo M'Bou A., Arnaud M., Joffre R. and Ranger J., 2004. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in congolese *Eucalyptus* plantations. *Annals of Botany* **93**, 249-261.
- Lindahl B., Finlay R. and Olsson S., 2001. Simultaneous, bidirectional translocation of ^{32}P and ^{33}P between wood blocks connected by mycelial cords of *Hypholoma fasciculare*. *New Phytologist* **150**, 189-194.
- Mboukou-Kimbatsa I.M.C. and Bernhard-Reversat F., 2001. Effect of exotic tree plantations on Invertebrate soil macrofauna. In: Cifor (Ed.), Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo Savanna, Bogor.
- O'Connell A.M., Grove T.S., Mendham D.S. and Rance S.J., 2004. Impact of harvest residue management on soil nitrogen dynamics in *Eucalyptus globulus* plantations in south western Australia. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 39-48.
- O'Connell A.M., 1987. Litter dynamics in Karri (*Eucalyptus diversicolor*) forests of South-Western Australia. *Journal of Ecology* **75**, 781-796.
- O'Connell A.M., Grove T.S., Mendham D.S., Corbeels M., McMurtrie R.E., Shammas K. and Rance S.J., 2004. Impact of inter-rotation site management on nutrient stores and flux rates and tree growth of eucalypt plantations in south-western Australia. In: Nambiar, E.K.S., Tiarks, A., Ranger, J. and Toma, T. (Ed.), Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests—Impact on Soils and Options for Management over Successive Rotations. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- Olk D.C., Cassman K.G., Schmidt-Rohr K., Anders M.M., Mao J.D. and Deenik J.L., 2006. Chemical stabilization of soil organic nitrogen by phenolic lignin residues in anaerobic agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 3303-3312.
- Olsson S., 1995. Mycelial density profiles of fungi on heterogeneous media and their interpretation in terms of nutrient reallocation patterns. *Mycological Research* **99**, 143-153.

- Palm C.A., Gachengo C.N., Delve R.J., Cadisch G. and Giller K.E., 2001. Organic inputs for soil fertility management in tropical agroecosystems: application of an organic resource database. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **83**, 27-42.
- Powers J.S., Montgomery R.A., Adair E.C., Brearley F.Q., DeWalt S.J., Castanho C.T., Chave J., Deinert E., Ganzhorn J.U., Gilbert M.E., González-Iturbe J.A., Bunyavejchewin S., Grau H.R., Harms K.E., Hiremath A., Iriarte-Vivar S., Manzano E., De Oliveira A.A., Poorter L., Ramanamanjato J.-B., Salk C., Varela A., Weiblen G.D. and Lerdau M.T., 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology* **97**, 801-811.
- Salamanca E.F., Kaneko N. and Katagiri S., 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecological Engineering* **10**, 53-73.
- Sayer E.J., 2006. Using experimental manipulations to access the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biology review* **81**, 1-31.
- Schimel J.P. and Bennett J., 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* **85**, 591-602.
- Schimel J.P. and Hättenschwiler S., 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry* **39**, 1428-1436.
- Schwendener C.M., Lehmann J., de Camargo P.B., Luizão R.C.C. and Fernandes E.C.M., 2005. Nitrogen transfer between high- and low-quality leaves on a nutrient-poor Oxisol determined by ¹⁵N enrichment. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 787-794.
- Seneviratne G., 2000. Litter quality and nitrogen release in tropical agriculture: a synthesis. *Biology and Fertility of Soils* **31**, 60-64.
- Setälä H., Marshall V.G. and Trofymow J.A., 1996. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ¹⁵N uptake by polar in a pot trial. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 1661-1675.
- Swift M.J., Heal O.W. and Anderson J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. In, *Studies in Ecology*. Blackwell Scient. Publ., p. 372.
- Tiunov A.V., 2009. Particle size alters litter diversity effects on decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 176-178.
- Tlalka M., Watkinson S.C., Darrah P.R. and Fricker M.D., 2002. Continuous imaging of amino-acid translocation in intact mycelia of *Phanerochaete velutina* reveals rapid, pulsatile fluxes. *New Phytologist* **153**, 173-184.
- Trinsoutrot I., Recous S., Bentz B., Lineres M., Cheneby D. and Nicolardot B., 2000. Biochemical quality of crop residues and carbon and nitrogen mineralization kinetics under nonlimiting nitrogen conditions. *Soil Science Society of America Journal* **64**, 918-926.
- Tripathi S.K. and Singh K.P., 1992. Nutrient immobilization and release patterns during plant decomposition in a dry tropical bamboo savanna, India. *Biology and Fertility of Soils* **14**, 191-199.
- Van Soest P.J., Robertson J.B. and Lewis B.A., 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* **74**, 3583-3597.
- Versini A., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Kinana A., Mareschal L., Zeller B., Ranger J. and Epron D., 2012a. The manipulation of organic residues affects tree growth and

- heterotrophic CO₂ efflux in a tropical *Eucalyptus* plantation. *Forest Ecology and Management*, **in press**.
- Versini A., Zeller B., Derrien D., Mazoumbou J.C., Mareschal L., Ranger J. and Laclau J.-P., 2012b. The central role of harvest residue-derived nitrogen for tree growth and soil fertility in a tropical *Eucalyptus* plantation: a ¹⁵N-labelling experiment.
- Wall D.H., Bradford M.A., St. John M.G., Trofymow J.A., Behan-Pelletier V., Bignell D.E., Dangerfield J.M., Parton W.J., Rusek J., Voigt W., Wolters V., Gardel H.Z., Ayuke F.O., Bashford R., Beljakova O.I., Bohlen P.J., Brauman A., Flemming S., Henschel J.R., Johnson D.L., Jones T.H., Kovarova M., Kranabetter J.M., Kutny L.E.S., Lin K.-C., Maryati M., Masse D., Pokarzhevskii A., Rahman H., SabarÁ M.G., Salamon J.-A., Swift M.J., Varela A., Vasconcelos H.L., White D.O.N. and Zou X., 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology* **14**, 2661-2677.
- Wardle D., Bonner K.I. and Barker G.M., 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* **16**, 585-595.
- Waring B.G., 2012. A meta-analysis of climatic and chemical controls on leaf litter decay rates in tropical forests. *Ecosystems* **in press**.
- Woods P.V. and Raison R.J., 1983. Decomposition of litter in sub-alpine forests of *Eucalyptus delegatensis*, *E. pauciflora* and *E. dives*. *Australian Journal of Ecology* **8**, 287-299.
- Yang X. and Chen J., 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 910-918.
- Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E., Martin F. and Bottner P., 2000. Decomposition of ¹⁵N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* **123**, 550-559.
- Zhang D., Hui D., Luo Y. and Zhou G., 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* **1**, 85-93.

EFFECT OF FOREST FLOOR MANIPULATION ON THE FLUXES OF DOC, DON
AND DISSOLVED MINERAL NUTRIENTS UNDER *EUCALYPTUS*
PLANTATIONS IN THE CONGO

A. VERSINI^{a,b,c}, L. MARESCHAL^{a,b}, T. MATSOUMBOU^b, J. RANGER^c, B. ZELLER^c &
J.-P. LACLAU^{a,d}

^a CIRAD, UMR111, Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & Agro-
écosystèmes, F34060 Montpellier, France ;^b Centre de Recherche sur la Durabilité
et la Productivité des Plantations Industrielles, BP 1291- Pointe Noire, Republic of
Congo ; ^c INRA, UR1138, Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers, Champenoux,
France ;^d Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia, 05508-900, São
Paulo, Brazil

Suggested journal for submission: Geoderma.

Abstract

Mechanisms driving the transfer of dissolved elements along soil profiles have a major influence on nutrient cycling and soil C balances. Although the forest floor is a major source of dissolved elements, the effects of forest floor manipulations on the fluxes of dissolved nutrients have been little investigated. Most of the studies dealing with the chemistry of soil solutions have been conducted in temperate forest ecosystems and information is scarce in plantation forests established on deep tropical soils. We estimated the fluxes of NH_4 , NO_3 , K, Ca, Mg, Na, Cl, DON and DOC over the first two years after planting *Eucalyptus* trees in a tropical sandy soil. Two treatments with contrasting amounts of forest floor at the soil surface were replicated in two blocks: all the organic material above the mineral soil was removed before planting (R), and the residues removed from R were added in plots with a double slash treatment (DS). Soil solutions were sampled from the top soil down to a depth of 4 m and water fluxes were estimated with the Hydrus 1D model calibrated from soil water content measurements. Isotopic and spectroscopic analytical techniques were used to assess changes in DOM chemical properties throughout the soil profiles. The first year after planting, the fluxes of NH_4 , K, Ca, Mg, Na, Cl and DOC at a depth of 2 cm were 2-5 fold higher in DS than in R, while NO_3 and DON fluxes were not significantly influenced by treatments. The effects of the forest floor manipulations faded in deep soil layers and were only significant for K, Na and Cl at a depth 15 cm. Nutrient fluxes decreased sharply the second year after planting, whatever the depth, probably as a result of intense nutrient uptake by *Eucalyptus* trees. The fluxes of dissolved elements were low in the subsoil in both treatments ($< 0.2 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ at a depth of 4 m for most elements) despite a $\text{CEC} < 0.5 \text{ cmolc kg}^{-1}$ whatever the layer in our sandy soil. Changes in $\delta^{13}\text{C}$, C/N and aromaticity of DOM throughout the soil profiles showed that the organic compounds produced during forest floor decay were mainly consumed by microorganisms or retained in the first 15 cm of the soil profile. DOM chemical properties showed that exchanges between the aqueous phase and SOM were low along the soil profiles. DOC losses were $< 2.5 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ at a depth of 2 m despite the coarse soil texture. This pattern was probably a result of a strong net adsorption of DOM on the high amounts of hydro(oxides) of Fe and Al contained in the considerable volume of soil. However, the consequences on C sequestration were limited since DOM fluxes were very low regarding the OM stocks.

Keywords

Dissolved organic carbon (DOC), Dissolved organic nitrogen (DON), nutrient fluxes, specific UV adsorption, $\delta^{13}\text{C}$, tropical *Eucalyptus* plantation.

1. Introduction

Plantation forests account for an increasing part of the global forest area and emerge as an alternative to meet the increasing demand in forest products, to provide ecosystems services and to reduce the pressure on natural forests (FAO, 2010). The plantations are subject to various practices in their establishment, management and harvesting and adapted practices have to been promoted in order to minimize the environmental impact. In the tropics, negative practices might rapidly alter the sustainability of these plantations since fast-growing species with high nutrient requirements have been widely planted on poor soils (Nambiar, 2008). In most of nutrient-depleted tropical soils, the management of organic residues at the harvesting might have strong impact on the ecosystem functioning (Sayer, 2006). Indeed, the decomposition of organic matter in forest soils controls the recycling of nutrients and influences the ecosystem C and nutrient balance (Swift *et al.*, 1979).

Eucalyptus growth was strongly related to the amount of organic material deposited on the forest floor at harvesting the previous stands in tropical sandy soils (Nzila *et al.*, 2002; Laclau *et al.*, 2010a). A strong correlation between heterotrophic soil respiration and *Eucalyptus* growth suggested that tree response to forest floor manipulations was driven by the release of nutrients throughout the decomposition of organic materials (Versini *et al.*, 2012a). The chemical composition of soil solutions is an indicator of the current geochemical soil functioning highly sensitive to management practices (Ranger *et al.*, 2001; Smethurst *et al.*, 2001). Soil solution chemistry across soil profiles reflects the net effect of biogeochemical processes and provide important information on nutrient losses by deep drainage (Laclau *et al.*, 2003a). Surprisingly, the effects of litter manipulation on dissolved nutrient fluxes have received little attention in forest ecosystems, whereas their consequences on soil physical properties, nutrient stocks, C cycling, plant growth, microbial communities and soil fauna are much more documented (Sayer, 2006).

The decomposing litter is often a major source of dissolved organic matter (DOM) (Currie *et al.*, 1996; Riaz *et al.*, 2012) and manipulations of organic material are

therefore likely to modify the amounts of OM entering into the mineral soil (Park and Matzner, 2003; Kalbitz *et al.*, 2007; Klotzbücher *et al.*, 2012). Even though dissolved organic carbon (DOC) leaching is a major pathway of C input in the top soil in forest ecosystems, its quantitative importance relative to root inputs (turnover and exudation) or to biogenic mixing depends on climates, edaphic conditions and vegetation types (Sanderman and Amundson, 2008). Although DOC fluxes are generally small relative to primary productivity or heterotrophic respiration, they play a fundamental role in soil functioning, influencing soil biological activity, mineral weathering and major pedological processes as podzolization (Sauer *et al.*, 2007). Some studies suggested that fresh organic material was the major source of DOM entering into the mineral soil (Currie and Aber, 1997; Michalzik and Matzner, 1999). However, recent research provided evidences that the Oa horizon of forest floors is the most important source of DOM (Fröberg *et al.*, 2005; Kalbitz *et al.*, 2007; Klotzbücher *et al.*, 2012). Whilst most of the DOM derived from recent litter is either quickly mineralized (Kalbitz *et al.* 2003) or retained in the Oa horizon (Müller *et al.*, 2009), the DOM in forest floor leachates is generally composed of refractory compounds derived from decomposed organic material stored in the Oa horizon (Kalbitz *et al.*, 2007). DOM fluxes usually decrease with depth in the mineral soil as a result of mineralization of the most labile compounds or specific adsorption on mineral surfaces. A higher retention of hydrophobic fractions of DOM in the upper soil layer due to their higher affinity with the mineral surfaces than the hydrophilic compounds leads to an increase in DOM aromaticity with soil depth. The soluble phase tends to be in equilibrium with the soil organic matter solid phase (SOM) (Zsolnay, 1996) and exchanges between DOM from the O layer and more altered SOM can thus occurs. A growing body of literature suggests that highly altered SOM is a major source of DOM in the mineral soil (John *et al.*, 2003; Fröberg *et al.*, 2006; Sanderman *et al.*, 2008). Tropical sandy soils are thought to be large exporters of litter-derived DOM because of elevated rainfalls, good water drainage and low adsorption capacity on surfaces of highly weathered mineral (Aitkenhead-Peterson *et al.*, 2007; Sanderman *et al.*, 2008). Studies of DOM dynamics and particularly of DON are still scarce in tropical forests (Chantigny, 2003; Fujii *et al.*, 2009). The work of Fujii *et al.* (2011) showed the potential importance of DOC for SOM formation trough adsorption of litter-derived DOC in subsoil in clayey soil.

DOC, DON and mineral nutrient fluxes were quantified in *Eucalyptus* plantations for 2 contrasting amounts of organic material deposited at the soil surface at the harvest of the previous stands. The objective was to investigate the effects of forest floor manipulation on the chemistry of soil solutions and the losses of C and nutrients by deep drainage. The manipulation of the forest floor (litter layer and harvest residues) made it possible to estimate its contribution to the DOM entering into the mineral soil. Isotopic and spectroscopic analytical techniques were used to assess changes in DOM chemical properties throughout their transfer from the forest floor to deep soil layers. We hypothesized that a large increase in organic material deposition at the soil surface of the forest floor after clear-cutting an *Eucalyptus* stand controls: i) the amounts of DOM and dissolved mineral nutrients in soil solutions throughout soil profiles, which is likely to explain the differences in tree growth between treatments, and ii) the dynamics of dissolved organic matter throughout the soil profile.

2. Material and methods

2.1 Study site description

The study site of Kondi is located on the coastal area of Congo (4° 34' S, 11° 54' E, 100 m elevation). The climate is sub-equatorial with a rainy season from October to May and a dry season from June to September. Mean annual rainfall is about 1220 mm, and mean annual temperature is 25.5°C with limited seasonal variations of about 5.0°C. The soil is classified as Ferralic Arenosols (FAO classification). Briefly, this soil is characterized by a homogeneous sandy texture down to more than ten meters, by a moderately acidic soil pH, and very low amounts of exchangeable 'base' cations and organic matter. The soil mineralogy is dominated by quartz and kaolinite and nutrient bearing minerals are very scarce. The mineralogical and physico-chemical properties of the soil at the study site were previously published (Laclau *et al.*, 2005; Mareschal *et al.*, 2011) and only the main soil properties and nutrient stocks of the soil horizons were summarized in table 1. The vertical distribution of SOM in these soils was characterized by high variations of $\delta^{13}\text{C}$ along the soil profile as a consequence of C3-C4 type vegetal successions. Before the afforestation of savanna with *Eucalyptus*, the first 50 cm of the soil was entirely composed of C4-derived OM ($\delta^{13}\text{C}$ of -13‰) from the savanna, the proportion of this OM

decreased progressively down to the depth of 3 m where the SOM remained entirely composed of old and stable C3-derived OM ($\delta^{13}\text{C}$ of -25‰) originating from a forest replaced 3000 years ago by savanna (Schwartz *et al.*, 1992). The afforestation with C4-type *Eucalyptus* ($\delta^{13}\text{C}$ of -30.5‰) led to SOM replenishment in the upper 50 cm of the soil profile and $\delta^{13}\text{C}$ decreases relative to time since afforestation (Trouvé *et al.*, 1994; Epron *et al.*, 2009) (Table1).

Our study was carried out in two adjacent stands (A and B) planted on native savanna with a natural *Eucalyptus* hybrid (PF1, clone 1-41). The A stand was afforested in 1992 and the B stand in 2001, at a stocking density of 532 trees per ha. The A stand was harvested in 2001, the stumps were killed by glyphosate application and the plot was re-planted with a more productive clone (18-52) from the hybrid *E. urophylla* (ST Blake) x *E. grandis* (Hill ex Maid.), at a stocking density of 800 trees per ha. The two stands were harvested in March 2009 and the same two treatments were replicated in each stand (considered as 2 blocks in our study):

R (Removed): all aboveground organic residues were removed from the plot (litter from the previous rotation as well as harvest residues),

DS (Double Slash): only debarked commercial-sized boles (top-end over-bark diameter exceeding 2 cm) were removed. Organic residues were uniformly distributed on the ground and the harvest residues of the R plots were added. This treatment left on the soil surface 6.4 kg m^{-2} and 4.5 kg m^{-2} of dry matter in the stand A and B, respectively of which about 35 % were fresh leaves.

The two stands were re-planted with the same 18-52 clone in June 2009 at a stocking density of 800 trees per ha, after glyphosate application to kill the stumps and the understory. Ammonitrate fertilization of 4.3 g N m^{-2} was applied in September 2009 in all the plots.

Table 1 Soil properties and stocks of total C and N, exchangeable nutrients and Hydro(oxides) of Al and Fe in the different soil layers (calculated from Mareschal *et al.* 2011).

Soil layer	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) *		Concentrations (g kg ⁻¹)								Stocks of element (g m ⁻²)							
cm	Plot A	Plot B	C	N	K	Ca	Mg	Na	Fe	Al	C	N	K	Ca	Mg	Na	Fe	Al
0-5	-23.7	-19.2	8.90	0.53	0.01	0.02	0.01	0.01	13.00	25.00	627	37	1	2	1	1	917	1763
5-15	-19.9	-16.7	4.87	0.29	0.01	0.01	0.01	0.01	13.15	26.09	682	40	1	2	1	1	1842	3652
15-50	-15	-13.7	2.71	0.17	0.01	0.01	0.00	0.00	13.31	27.72	1328	81	3	3	1	1	6521	13584
50-100	-19	-19	1.79	0.11	0.01	0.01	0.00	0.00	14.52	30.59	1386	87	5	4	1	4	11254	23705
100-200	-24	-24	1.27	0.08	0.01	0.01	0.00	0.01	15.53	34.94	1964	125	10	9	3	11	24066	54152
200-400	-25	-25	0.90	0.06	0.00	0.01	0.00	0.01	16.53	40.94	2801	182	14	16	7	23	51580	127723

* $\delta^{13}\text{C}$ values in the 0-5 and 5-15 cm soil layers were measured just before clear-cutting in stands A and B (Derrien, unpublished data), values in the 15-50 cm soil layer were measured in the same stands in 2006 (Epron *et al.*, 2009) and values for depths > 50 cm were from Trouvé *et al.* (1994) for *Eucalyptus* stands of the same area.

2.2 Soil water sampling and preparation

Eight sets of nine zero-tension lysimeters (40 cm x 2.5 cm) were carefully installed in 1997 between the forest floor and the mineral soil. A decade of forest management led to the accumulation of mineral soil in these zero-tension lysimeters (as observed in the R treatment after forest floor removal). Therefore, gravitational solutions collected from these lysimeters reflected the influence both of the mineral topsoil layer (0-2 cm) and of the O layer in the DS treatment. Soil solutions were also collected using ceramic cup lysimeters connected to a vacuum pump and maintained manually (daily checking) at a constant suction of about - 70 kPa. Two replicates of tension lysimeters (TL) were set up horizontally at the depths of 15, 50, 100, 200 and 400 cm in 1997 in each plot as well as at the depth of 600 cm in the A stand. The soil solutions were weekly collected in glass bottles.

Once a week, the solutions were carried to the laboratory where they were kept at +4°C. Samples were filtered (0.45 µm) and pooled for a single monthly sample. The pH and the electrical conductivity were measured with a S47 SevenMultiTM (Mettler Toledo, Suisse). Two subsamples of 20 ml were sent respectively to the BEF-INRA laboratory (Nancy, France) and to the CIRAD laboratory (Montpellier, France) for chemical analyses. The two replicates per depth and per plot of the remaining soil solution were then pooled proportionally to the volume collected, freeze-dried (freeze dryer Alpha 1-2 with manifold, Christ, Germany), and sent to the BEF-INRA laboratory (Nancy, France)

for $\delta^{13}\text{C}$ analyses. Soil solutions were collected from February 2009 before harvest and treatment establishment, to June 2011.

2.3 Nutrient concentrations in soil solutions and tree components

At the INRA laboratory, total Si, P, K, Ca, Mg, Na, Al, Mn, Fe in soil solutions were determined by ICP emission spectroscopy (JY 180 Ultracore, Jobin Yvon, Longjumeau, France). Total N and C concentrations were measured using a TOC/TN analyzer (TOC-VCSN, TNM-1, Shimadzu, Kyoto, Japan). In the CIRAD laboratory, NO_3 , NH_4 and Cl were measured by colorimetry (Evolution II, Alliance instruments). DON concentrations were obtained by subtracting inorganic N concentrations (NO_3 NH_4) from total N concentrations.

The amount of aboveground harvest residues was estimated from allometric relationships and census realized on 1358 trees just before the harvest (Saint-André *et al.*, 2005). The amount of belowground residues was measured, on 12 trees covering the distribution of basal areas, just before harvesting the stand. Fine root biomass (diameter < 2 mm) was quantified using a root auger (8 cm inner diameter) down to a depth of 3 m, at 13 positions close to each sampled tree (12 x 13 samples). Medium-sized (2-10 mm in diameter) and coarse roots (diameter > 10 mm) were excavated in 6 trenches measuring 3.3 m x 3.7 m down to a depth of 3 m (Saint-André *et al.*, 2005; Levillain *et al.*, 2011). The concentrations of N, K, Ca, Mg and Na were determined after mineralization by ICP-AES emission spectroscopy (Vista, Varian, Palo Alto, California, USA) and the concentrations of Cl by potentiometric titration in the CIRAD laboratory.

At the end of the study period (June 2011, 2 years after planting), sixteen trees were destructively sampled and allometric relationships were established using the Proc NLP (SAS, 9.2) to predict the leaf, branch, bark and trunk biomass. These equations were applied to the census realized two years after planting to estimate the stand biomass. A subsample of each tree component was sent to Brazil where N, K, Ca, Mg and Na concentrations were determined.

2.4 Quality of DOM

The aromaticity of the DOM was estimated for each sample (960 samples) by ultraviolet (UV) absorption spectrophotometry. Specific absorption at 254 nm (i.e., measured absorbance divided by the DOC concentration), referred to specific ultraviolet absorbance (SUVA), has been used for many years to assess the aromaticity of DOC (Dilling and Kaiser, 2002; Jaffrain *et al.*, 2007; Sanderman *et al.*, 2008). The method is rapid, requires little sample preparation, is non-invasive, and only a small sample is necessary (Chen *et al.*, 2002). Ultraviolet absorption spectra were measured at a constant temperature (25°C) with a UV-visible spectrophotometer (UV-1700, Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan). Spectra were acquired between 200 and 500 nm at a scan rate of 150 nm min⁻¹ and with a uniform data point interval of 0.5 nm. Samples were placed in 1.5 ml UV-cuvettes (Plastibrand®, Wertheim, Germany).

The $\delta^{13}\text{C}$ composition of DOC was measured in order to assess the origin and the modifications of DOC throughout the soil profile. Taking advantage that the C4-type organic matter of savanna grass is less depleted in ^{13}C than the C3-type organic matter of *Eucalyptus* (Trouvé *et al.*, 1994; Epron *et al.*, 2009) it was possible to discriminate old savanna-derived DOM and *Eucalyptus*-derived DOM. Samples collected at different depths over the whole study period were analyzed for $\delta^{13}\text{C}$ with an Elemental Analyzer - Isotope Ratio Mass Spectrometer (EA-IRMS, Delta S, Thermofinnigan, Germany) for the two stands and treatments (139 samples).

2.5. Water balance modelling

Soil water content was monitored in each plot with two or three TDR probes (Trase Soil moisture) buried at various distances from trees at depths of 15, 50, 100, 200, 300 and 400 cm. A model based on Richard's equation for simulating one dimensional water flow (Hydrus 1D) was calibrated to quantify water flow at the depths where lysimeters were installed. An internal drainage field experiment was carried out to calibrate the water retention curves and hydraulic conductivity parameters of the different soil layers. In the A stand, 3 m³ of water were poured into an area of about 8 m² delimited by two concentric steel rings and equipped with TDR probes down to a depth of 300 cm (Laclau *et al.*, 2005).

A plastic cover prevented evaporation. Soil water content and pressure heads were measured hourly the first day then daily for several weeks. Simulations were run at a daily time step and fine root densities in *Eucalyptus* stand were modified each 6 months from observations of fine root distributions down to a depth of 3 m in each treatment (Antoine Versini, unpublished data). Penman evapotranspiration (PET) was computed daily and divided between evaporation (20% of PET before harvesting) and tree transpiration (80% of PET). After clear-cutting, the proportion of evaporation in PET decreased from 100% before planting to 20% at canopy closure (LAI = 2.6) and stand actual evapotranspiration was estimated daily from soil water content by the Hydrus model.

2.6 Calculations and statistics

Fluxes of elements were calculated monthly in each plot from mean concentrations and estimated water fluxes. Annual fluxes of element were the sum of the monthly fluxes. We estimated that water fluxes of forest floor leachates amounted to 100% and 92% of rainfall the first year and the second year after planting, respectively, to take into account rainfall interception by the canopy measured at the same site (Laclau *et al.*, 2005). Some tension lysimeters did not sample soil solutions at a few dates and missing concentrations were estimated as the mean of the values measured in samples collected at the dates immediately before and after. Chemical analyses were performed individually for the two lysimeters at each depth in each plot. The volumes of soil solutions sampled below a depth of 2 m were not sufficient to estimate the fluxes of DOM and only mineral nutrients were analyzed at each date. The properties of DOM were studied at a few dates down to a depth of 6 m. The nutrient content in decomposing material at the harvest or in tree compartment 2 years after planting were calculated by multiplying the nutrient concentrations of the compartment by its biomass.

One-way ANOVA were used to assess the effect of treatments on nutrient concentrations and stocks in tree biomass compartments two years after planting. Mixed model with soil depth as a random effect were used to assess the effect of year, treatment and block on element fluxes.

Table 2 Biomass, nutrient concentrations and nutrient stocks in aboveground and belowground harvest residues and litter for the two treatments at the clear cut. The values are the mean of both plot (Stand A and B) and standard deviations are given for concentrations and stocks ($n=4$).

Compartment	Biomass	Concentrations (g kg ⁻¹)										Stocks (g. m ⁻²)													
	(kg m ⁻²)	N		K		Ca		Mg		Na		Cl		N		K		Ca		Mg		Na		Cl	
Leaves	1.9	16.3	±4.8	4.8	±0.2	2.7	±0.4	2.4	±0.6	2.8	±0.5	1.7	±1.0	29.8	±5.6	9.1	±1.0	5.1	±1.4	4.5	±0.7	5.1	±0.2	3.0	±1.4
Barks	1.2	2.9	±1.0	3.2	±0.8	3.8	±0.8	2.1	±1.3	3.0	±0.2	3.9	±2.9	3.4	±0.6	3.8	±0.3	4.6	±0.4	2.4	±1.1	3.8	±0.5	4.3	±2.7
Branches	0.5	1.7	±0.4	1.0	±0.2	1.0	±0.1	0.6	±0.2	0.8	±0.2	1.0	±0.6	0.8	±0.2	0.4	±0.1	0.5	±0.2	0.3	±0.0	0.3	±0.1	0.4	±0.1
Litter	1.8	10.4	±1.4	0.7	±0.2	1.5	±0.7	0.8	±0.3	0.3	±0.1	0.2	±0.0	18.7	±3.1	1.2	±0.4	2.6	±1.1	1.4	±0.7	0.6	±0.2	0.3	±0.1
Fine roots	0.2	3.3	±0.5	1.0	±0.1	1.0	±0.2	1.3	±0.2	1.8	±0.2	1.0	±0.2	0.8	±0.1	0.2	±0.0	0.3	±0.0	0.3	±0.1	0.4	±0.1	0.3	±0.1
Medium-sized roots	0.4	2.4	±0.4	0.9	±0.4	1.2	±0.2	1.0	±0.4	1.4	±0.5	1.2	±0.2	0.9	±0.2	0.3	±0.1	0.5	±0.1	0.4	±0.1	0.5	±0.2	0.5	±0.1
Coarse roots	0.7	2.2	±0.3	0.5	±0.1	0.9	±0.1	0.4	±0.1	0.9	±0.3	0.7	±0.3	1.5	±0.2	0.3	±0.1	0.6	±0.1	0.3	±0.1	0.6	±0.2	0.5	±0.1
Total R	1.3													3.3	±0.5	0.9	±0.2	1.3	±0.2	1.0	±0.3	1.6	±0.4	1.2	±0.2
Total DS	6.8													56.0	±3.3	15.4	±1.2	14.1	±1.8	9.6	±1.0	11.4	±1.0	9.2	±3.9

Table 3 Biomass, nutrient concentrations and nutrient stocks within tree compartments in treatments R and DS at 2 years after planting. The values are the mean of both plot (Stand A and B), standard deviations are given for concentrations and stocks ($n = 8$) and significant differences between the two treatments ($P < 0.05$) for a given tree compartment are indicated by *.

Compartment	Treatment	Biomass (kg m ⁻²)	Concentrations (g kg ⁻¹)										Stocks (g. m ⁻²)																			
			N		K		Ca		Mg		Na		N		K		Ca		Mg		Na											
Leaves	R	0.2	18.4	±0.1	*	4.2	±0.3	*	3.3	±1.0	*	2.4	±0.2	*	3.2	±0.4	*	3.1	±0.2	*	0.7	±0.1	*	0.6	±0.2	*	0.4	±0.0	*	0.5	±0.1	*
	DS	0.3	16.9	±0.9		4.9	±0.6		5.8	±0.6		2.2	±0.2		2.9	±0.4		4.9	±0.3		1.3	±0.2		1.6	±0.2		0.6	±0.1		0.8	±0.1	
Barks	R	0.1	3.7	±0.4		1.7	±0.3	*	3.2	±1.4	*	1.3	±0.4	*	4.4	±0.5	*	0.5	±0.1	*	0.2	±0.0	*	0.5	±0.2	*	0.2	±0.1	*	0.6	±0.1	*
	DS	0.2	3.8	±0.3		2.4	±0.4		8.3	±0.5		2.0	±0.3		3.4	±0.3		0.8	±0.1		0.5	±0.1		1.8	±0.1		0.4	±0.1		0.7	±0.1	
Branches	R	0.3	3.4	±0.5	*	0.6	±0.2	*	0.9	±0.3	*	0.4	±0.1	*	1.4	±0.3	*	1.1	±0.2	*	0.2	±0.1	*	0.3	±0.1	*	0.1	±0.0	*	0.5	±0.1	*
	DS	0.5	2.8	±0.3		1.0	±0.4		2.1	±0.6		0.5	±0.1		1.2	±0.1		1.5	±0.2		0.5	±0.2		1.1	±0.3		0.3	±0.0		0.6	±0.1	
Wood	R	0.7	1.8	±0.3		0.5	±0.1		0.2	±0.1	*	0.1	±0.0	*	0.7	±0.1	*	1.2	±0.2	*	0.4	±0.1	*	0.2	±0.0	*	0.1	±0.0	*	0.5	±0.1	*
	DS	1.1	1.8	±0.3		0.6	±0.1		0.4	±0.1		0.1	±0.0		0.6	±0.1		1.9	±0.4		0.6	±0.1		0.4	±0.1		0.1	±0.0		0.6	±0.1	
Total	R	1.3															6.0	±0.3	*	1.5	±0.2	*	1.5	±0.5	*	0.8	±0.1	*	2.1	±0.1	*	
	DS	2.1															9.1	±0.4		3.1	±0.3		5.0	±0.4		1.4	±0.1		2.8	±0.1		

All the data were processed by using the SAS 9.2 software package (SAS Inc., Cary, NC, USA). The probability level used to determine significance was $P < 0.05$ unless otherwise noted.

3. Results

3.1 Nutrients stocks within soil and tree components

The harvest led the deposition of high amount of nutrient contained in aboveground harvest residues in the DS treatment (Table 2). The stocks of N, K, Ca, Mg, Na and Cl of the O layer increased respectively by 183 %, 1142 %, 396 %, 520 %, 1682 % and 2250 % with the inputs of harvest residues. The N input was mainly located in leaves while other nutrients were both contained in leaves and barks. Particularly high concentrations of Ca and Cl were found for barks, relatively to leaves. The concentrations of nutrients in roots generally decreased with increasing diameter of the roots. The amount of dry matter, N, K, Ca, Mg, Na and Cl remaining as roots in the soil after the harvest in the R treatment amounted to 20 %, 6 %, 6 %, 9 %, 11 %, 14 % and 13 % of the respective amount remaining as litter and residues in the DS treatment (Table 2).

After two years of growth, the N and Na concentrations in most of the tree compartments were significantly higher for the R than for the DS treatment while the K and Ca concentrations were lower in the R than in the DS treatment (Table 3). Nevertheless, nutrient stocks in tree biomass were systematically lower in the R than in the DS treatment as a result of lower biomass.

3.2 Concentrations and element fluxes through the soil profile

The impact of litter manipulation was a decreased in Na, K, Cl and DOC concentrations with 3-fold higher concentrations of Na, K and Cl at 15cm soil depth in the DS treatment than in the R treatment. The DOC concentrations were more than two-fold higher at the forest floor of the DS treatment than in the R treatment and slight differences remained down to the depth of 1m. The concentrations in Ca and Mg were higher in the upper soil layer in the DS treatment, but differences between the two treatments were not observed in the underlying mineral soil layer.

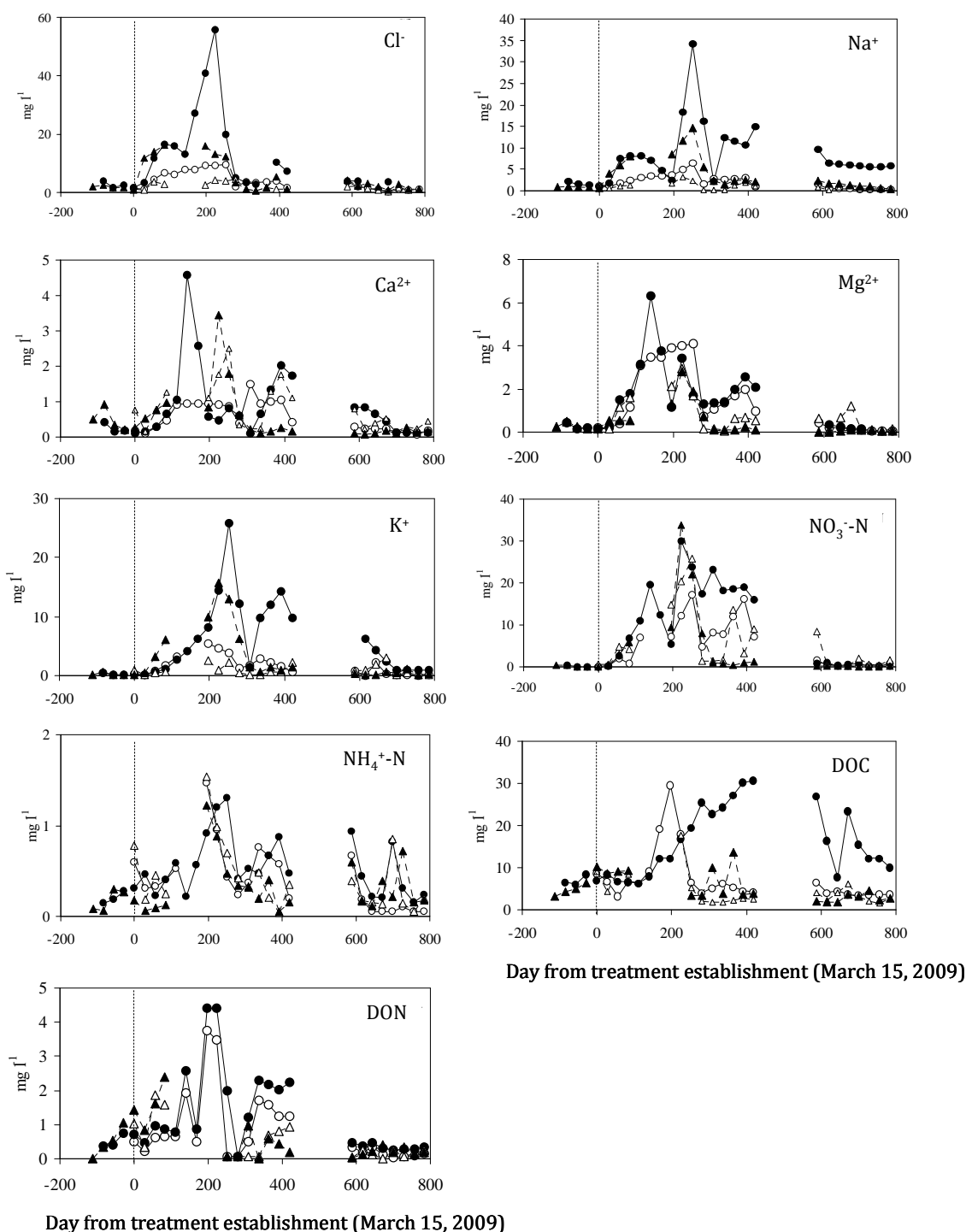


Figure 1 Dynamics of element concentrations at a soil depth of 15 cm. Vertical dotted lines indicate the date of forest floor manipulation for the R (open symbol) and DS (filled symbol) treatments in stands A (circles) and B (triangles). Soil solutions were not collected over the dry season, from days 420 to 580 after the forest floor manipulations

The concentrations of $\text{NH}_4\text{-N}$ were almost similar between treatments over the study period while those of $\text{NO}_3\text{-N}$ and DON were highly variables along the soil depth with some higher values in the R treatment when compared to the DS treatment. $\text{NO}_3\text{-N}$ was the dominant form of N in solutions whatever the treatment and the soil depth with average concentrations of 3.71 mg N L^{-1} , while average concentrations were of 0.86 mg N L^{-1} for DON and 0.42 mg N L^{-1} for $\text{NH}_4\text{-N}$.

The temporal patterns of elemental concentrations are presented for the 15 cm soil depth where they were the most variables (Figure 1). The concentrations were higher the first year after the harvest whatever the treatment and the stand with the highest values found during the first rainy season following harvest, in December 2009 (Day 230). The concentrations generally dropped down to their initial level the second year after harvest for most elements and for the two treatments.

The precipitations were respectively of 1210 and 1540 mm the two first years after the harvest in Kondi. The water transfer model was relevant to predict the changes in soil water content at all depths where TDR probes were installed (Figure 2). This pattern indicated that the model correctly assessed the magnitude of the fluxes of drainage and actual evapotranspiration in the two treatments. The water fluxes were slightly lower in the R treatment the first year after the harvest as a result of higher evaporation rate when the forest floor was removed. This feature disappeared the second year as a consequence of a lower transpiration rate induced by the lower leaf biomass in the R treatment. The water fluxes were about 1000 mm at a soil depth of 15 cm and decreased to about 800 mm at a depth of 200 cm (Figure 3).

The number of rotations since afforestation of the native savanna had a low influence on the element fluxes, except for DOC at 15 cm which was higher in the third rotation than in the second rotation stand. By contrast, the treatments have large impacts on the element fluxes, especially during the first year after the harvest. The first year, the fluxes of Cl^- , Na^+ and K^+ down to a depth of 1 m were at the average of 3.5, 2.0 and 1.2 g m^{-2} in the R treatment and of 9.3, 6.7, 5.3 g m^{-2} , in the DS treatment (Figure 4). During the second year, the fluxes of Cl^- , Na^+ and K^+ decreased but remained higher in the DS treatment as compared to the R treatment.

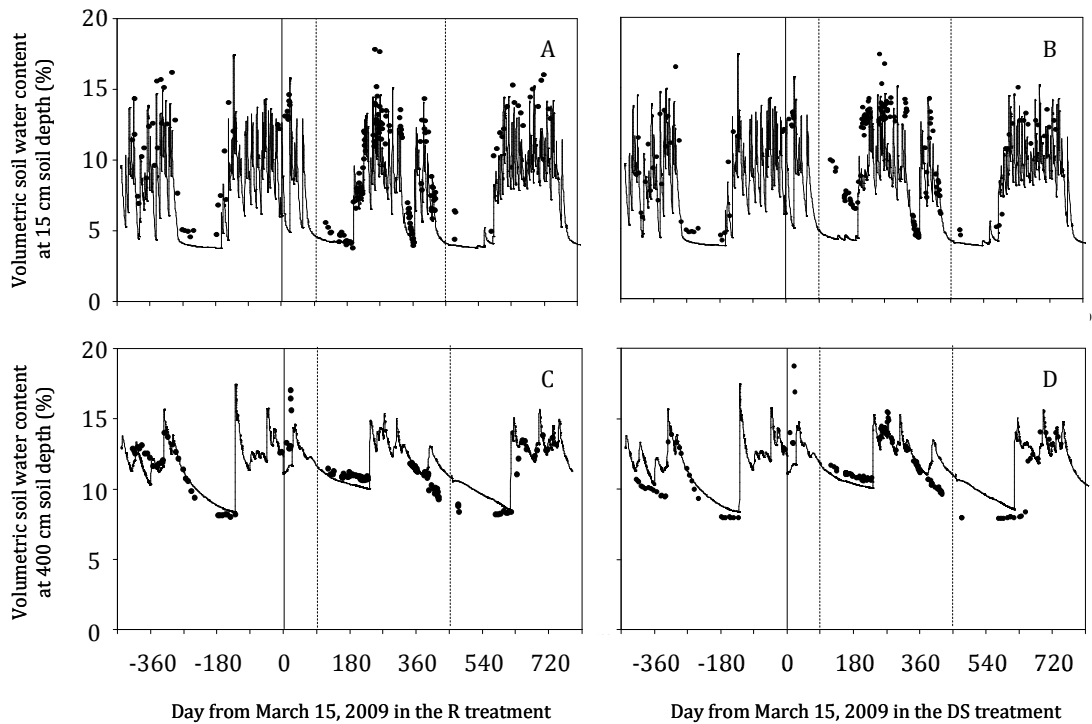


Figure 2 Dynamics of soil water contents measured by 2-3 TDR probes per depth (black points) and simulated over the study period with the Hydrus 1 D model (black lines) at the depth of 15 cm (A-B) and 400 cm (C-D), respectively in the R and the DS treatments of the stand A. The vertical black line indicates the date of the clear-cutting, vertical dashed lines the dates of the planting and of the beginning of the second year after planting.

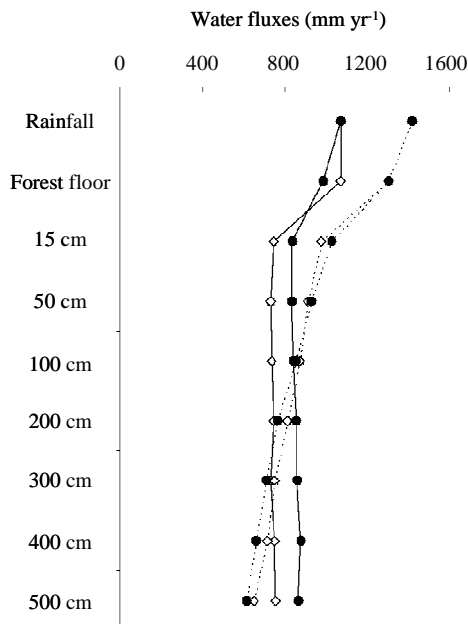


Figure 3 Flux of water estimated with the Hydrus 1 D model along the soil profile the first year (black line) and the second year (dotted line) after the harvest in the R (open losange) and the DS treatment (filled circles). SD are calculated from the two blocks and indicated from the depth of 15 cm to 300 cm.

The fluxes of Ca^{2+} and Mg^{2+} were lower and significantly higher in the DS treatment only at the forest floor. At 15 cm soil depth, the values of Ca^{2+} and Mg^{2+} dropped down from about 0.9 and 1.5 g m^{-2} the first year after the harvest to 0.4 and 0.3 g m^{-2} respectively, the second year (Figure 4). The manipulation of the forest floor affected the DOC and DON fluxes mainly in the topsoil layer, with respective fluxes of 13.7 and 0.8 g m^{-2} at the forest floor in the R treatment and of 37.3 and 1.15 g m^{-2} in the DS treatment. NO_3^- and NH_4^+ were the only elements not influenced by treatment but were however strongly influenced by the year to year variability. The values at 15 cm soil depth for NO_3^- and NH_4^+ dropped down from 12.0 and 0.6 g m^{-2} the first year to 1.2 and 0.3 g m^{-2} the second year after the harvest. The fluxes were very low in the subsoil whatever the element, the year and the treatment, with 2.0, 1.0, 0.1, 0.04, 0.17, 2.9, 0.2, 0.2 and 0.04 g m^{-2} of Cl^- , Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , DOC, DON, NH_4^+ and NO_3^- .

3.3 Changes in the DOM quality

The DOM aromaticity highly decreased with soil depth whatever the treatment since SUVA ranged from 2.6 to 3.4 $\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$ in the forest floor leachates of the R and DS treatments respectively to 0.4 $\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$ at 6 m soil depth (Figure 5). The aromatic content and the C/N of the DOM were found significantly lower over the study period when the forest floor was removed but this trend was only true for the forest floor and vanished in the mineral soil (Figure 5).

The values of SOM were respectively of -22 and -25‰ in the first 5 cm and of -14.5 and -17‰ at 15 cm, respectively for stand B and A. The $\delta^{13}\text{C}$ of DOC measured in the upper soil layers of the DS treatment of the two stands were close to C4-*Eucalyptus* litter. The values ranged from -25 to -29‰ with most of the values around -27‰ in the stand B (Figure 5). In the stand A, the values were slightly lower, dropping from -27‰ before the harvest to -29‰ the second year (Figure 5). Most of $\delta^{13}\text{C}$ values along the soil profile were close to those of topsoil DOC, ranging between -25 and -28 ‰ in the stand B and between -26 and -29‰ in the stand A. However, peaks of $\delta^{13}\text{C}$ were observed for DOC reaching -14‰ at 15 cm and -19‰ at 100 cm soil depth after the harvest (Figure 6).

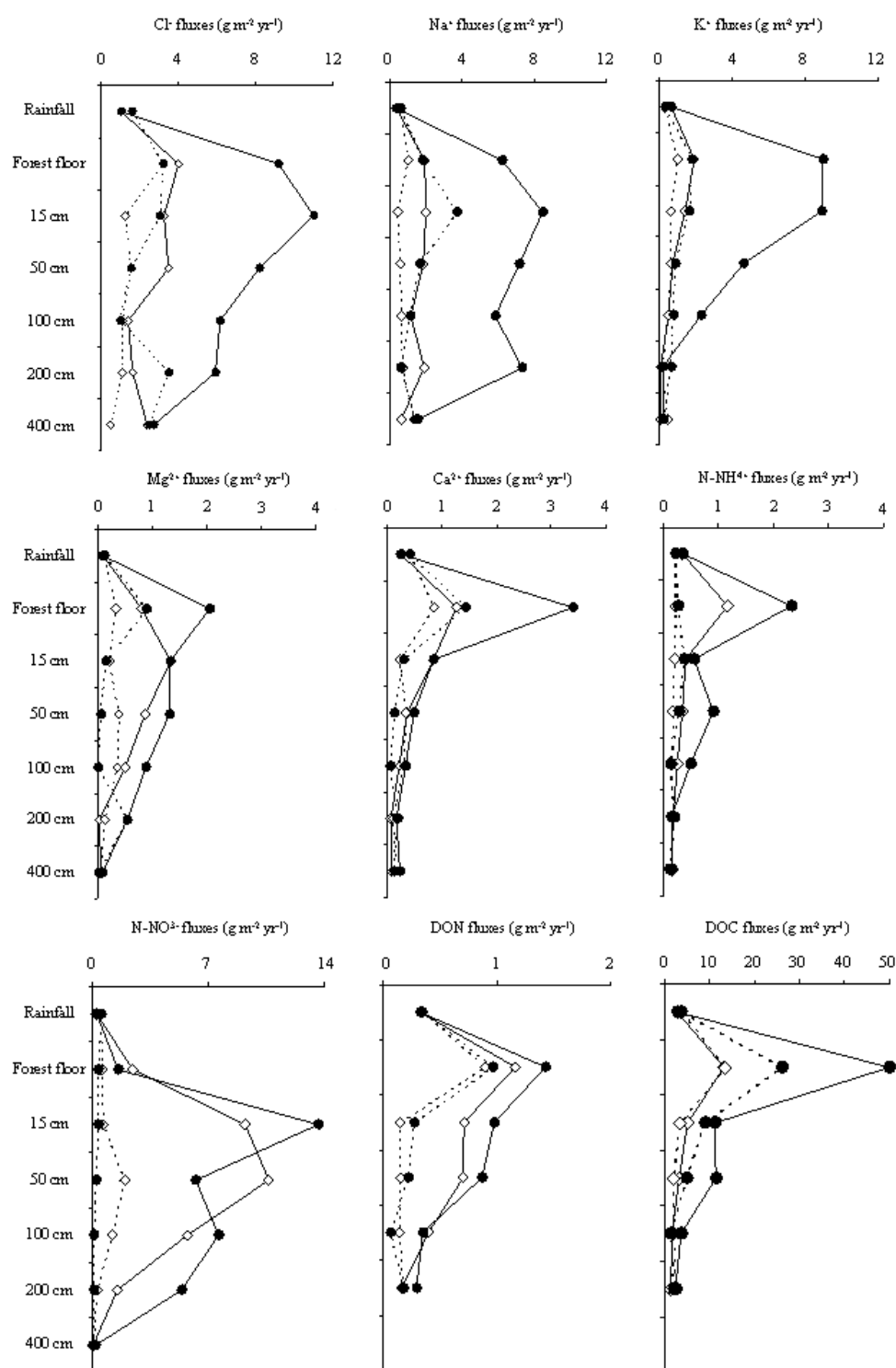


Figure 4 Cumulated fluxes of elements along the soil profiles the first year (black line) and the second year (dotted line) in the R (open lozenge) and the DS treatments (filled circles).

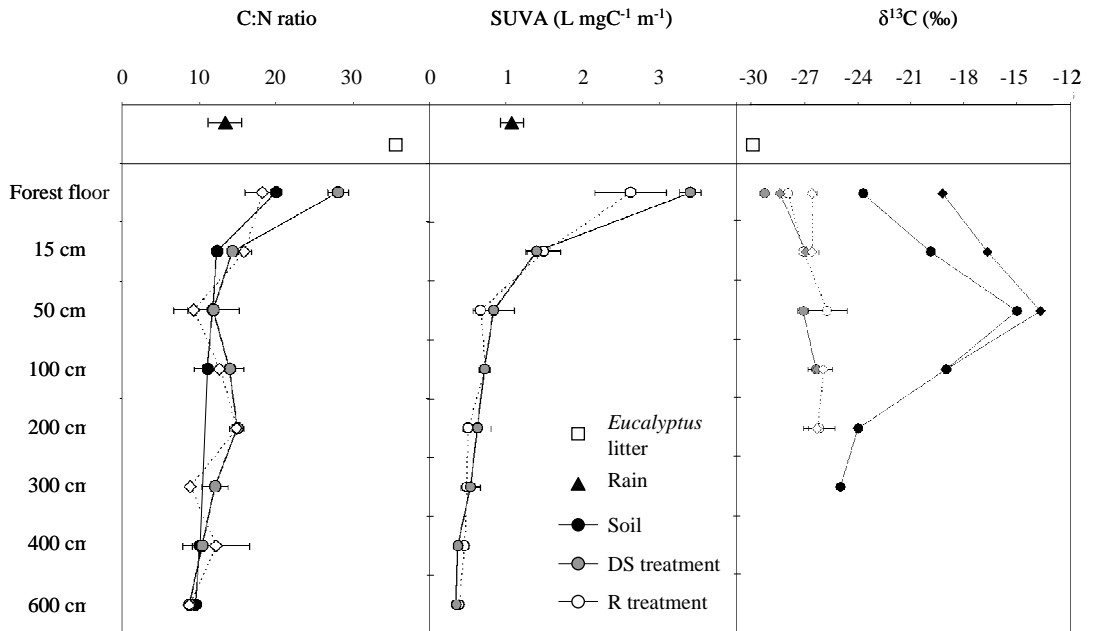


Figure 5 Evolution of C:N ratio of soil and DOM, SUVA of DOC and $\delta^{13}\text{C}$ of soil and DOC with soil depth for the R and the DS treatment over the study period. The mean of the values in the two stands are given for the C:N ratio and SUVA, but stand A (circles) and stand B (lozenge) are shown separately for $\delta^{13}\text{C}$. Standard deviations are given but the number of replicates varies among treatments and sampling depths.

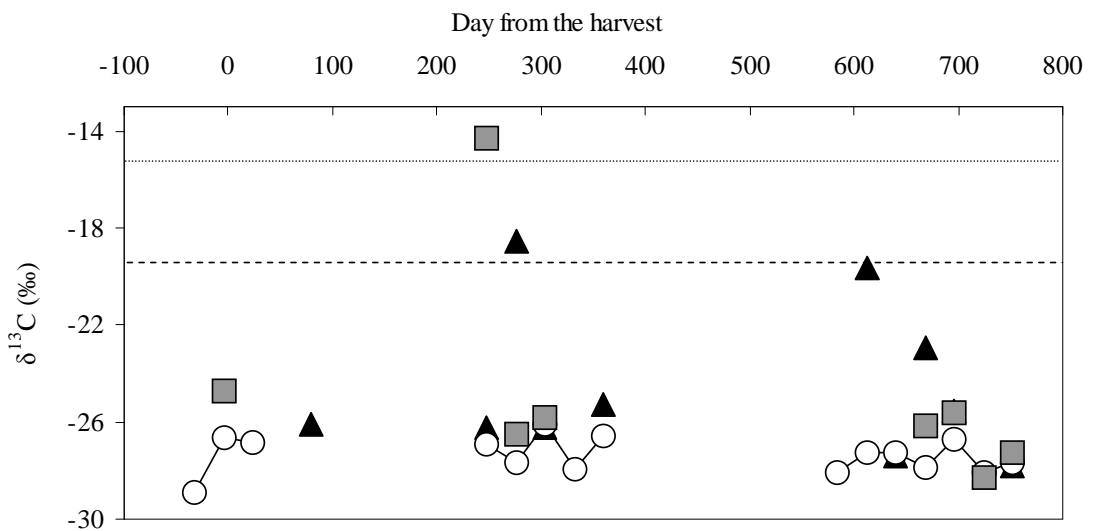


Figure 6 Evolution of the $\delta^{13}\text{C}$ of DOC at soil depths of 0 cm (white circles), 15 cm (grey squares) and 100 cm (black triangles) over the period of the study. The dotted and the dashed lines indicate the $\delta^{13}\text{C}$ of SOM at 15 and 100 cm soil depth, respectively.

4. Discussion

4.1 Effect of clear-cutting and organic manipulation on element dynamic

The forest floor removal led to a slight increase in the evaporation rate during the first year after planting, 20 and 30 % of water inputs with rainfall were lost through evapotranspiration in the DS and R treatments, respectively. During the second year, about 56% of the water input was lost by evapotranspiration as a consequence of canopy development and increase in transpiration rates. Differences between treatments were no longer observed since evaporation rate was reduced by energy interception by canopy and by the formation of a forest floor layer thank to litterfall in the R treatment. This value of evapotranspiration tallied with those measured by eddy-covariance in an *Eucalyptus* stand of the same age in Brazil (Yann Nouvellon, unpublished data).

Table 4 *P*-values of the mixed model for the effects of block, treatment, year and their interactions on fluxes of dissolved elements. *P* values < 0.05 are indicated in bold.

	Water	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	Cl ⁻	DON	DOC
Block	0.98	0.95	0.13	0.97	0.16	0.36	0.01	0.98	0.02	0.27
Traitement	0.13	0.10	0.87	0.00	0.23	0.11	0.00	0.00	0.33	0.00
Year	0.00	0.00	0.00	0.01	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11
Traitement x Year	0.13	0.22	0.29	0.02	0.31	0.18	0.00	0.00	0.53	0.14
Traitement x Block	0.98	0.50	0.35	1.00	0.34	0.90	0.36	0.39	0.36	0.78

During the first year after the harvest, large amounts of nutrient were released from the O layer as indicated by significant differences in nutrient fluxes between the two treatments. Indeed, the differences between treatments were unlikely to be affected by nutrient consumption during the first year after planting but rather by production since nutrient uptake by trees should be very low during the first year after planting. Particularly, we found nutrient fluxes of 9.0 g K m⁻² yr⁻¹, 6.2 g Na m⁻² yr⁻¹ and 9.2 g Cl m⁻² yr⁻¹ in the forest floor leachates of the DS treatment, corresponding respectively to 62 %, 63 % and 114 % of the initial amount contained in aboveground litter and residues. The high solubility of these three elements, involved in the osmoregulation of plant cells,

might explain their rapid release by leaching. Indeed, K^+ is easily leached from the canopy leaves or from decomposing litters (Rees *et al.*, 2006; Chang *et al.*, 2007; Maisto *et al.*, 2011). The O layer appeared as a major source of Na^+ and Cl^- in this forest ecosystem, offsetting inputs from atmospheric deposition the first year after clear cutting as observed for Cl^- in other studies after disturbances (Kauffman *et al.*, 2003; Lovett *et al.*, 2005). The O layer was also an important source of Ca^{2+} , Mg^{2+} and NH_4^+ as indicated by differences between treatments, the fluxes of Ca^{2+} and Mg^{2+} in the leachates of the DS treatment amounted respectively to 21 % and 24 % of the amount contained in aboveground litter and residue. These amounts of nutrients in soil solution were significant relative to the exchangeable nutrient stocks of these soils, representing about 51, 46, 35 and 103 % of the nutrient stock of the first 50 cm for the R treatment and 190, 120, 79 and 278 % for the DS treatment, respectively for K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} and Na^+ . The particularly high values of Na^+ in the R treatment highlighted the importance of atmospheric deposition relative to mineral soil stocks. In contrast to the other element, the NO_3^- appeared to be mainly produced in the first 15 cm of the soil profile since no differences were observed between treatments in topsoil leachates. The NO_3^- fluxes accounted to 9.9 g m^{-2} at the average at 15 and 50 cm soil depth for both treatments the first year and largely offset leachate fluxes. This pattern was consistent with results of Nzila *et al.* (2002) who found no significant differences in mineralization rates measured in the 0-13 cm soil layer between 7 and 24 months after *Eucalyptus* planting between the same treatment than ours and for the same site. The large production of NO_3^- during the first year in the upper soil layer might be also partly related to ammonitrate fertilisation just before the first rainy season, underlining the very rapid solubilisation of the fertilizer and its availability for tree during the first year of growth. Together, the fertilization inputs of 4.3 g m^{-2} and the mineralization rates of 5.5 g m^{-2} estimated by Nzila *et al.* (2002) matched with our value of NO_3^- fluxes in the upper soil layers. Nevertheless, these last authors reported that a large part of the N mineralized was as NH_4^+ , indicating that nitrification was elevated in these soils.

Although constant water fluxes along the soil profile and limited tree uptake during the first year, the amount of nutrient progressively decreased from the depth of 15 cm to the depth of 4 m. Therefore, these nutrients might be retained despite the very low CEC

(amount of charged mineral surface) in these sandy soils (Mareschal *et al.*, 2011). The dynamics of transfer throughout the soil profile largely varied among nutrients, probably according to their respective affinity with the mineral surfaces. Therefore, the fluxes of Ca^{2+} and NH_4^+ drastically decreased from 15 cm soil depth, the decline was much more progressive for Mg^{2+} and K^+ while the most mobile element remained Cl^- , Na^+ and NO_3^- . Divalent cations were known to be better retained in exchangeable position in the mineral soil while anions were little retained since most of mineral bearing nutrient are negatively charged. Moreover, NH_4^+ might be immobilized in microbial biomass or nitrified in the first 15 cm of the soil, contributing to the high fluxes of NO_3^- observed at 15 cm soil depth. Chang *et al.* (2007) also showed that the effect of litter manipulation was effective for fluxes of K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , and NH_4^+ in forest floor percolates but only for fluxes of K^+ at 60 cm soil depth.

Despite the sandy texture of these soil and important precipitation rates, nutrient losses by deep drainage were very low at 4 m. The high decrease observed between 2 and 4 m for the most mobile nutrient (Na^+ and Cl^-) suggested that the nutrient did not reach 4 m before the cessation of rains, avoiding thus nutrient losses. The thickness of these soils was certainly a major asset to prevent nutrient losses the first year after cutting, offsetting their low adsorption capacity per volume unit of soil.

The fluxes of nutrient were definitely lower the second year than the first year. This sharp decrease was manifested by 4-fold lower nutrient fluxes the second year at the overall over the soil profile for most of nutrients and by 44-fold lower NO_3^- fluxes. Moreover, the negative impact of the forest floor removal remained significant only for Ca^{2+} and Mg^{2+} in the topsoil layers the second year, indicating that nutrients were efficiently taken up by *Eucalyptus* roots. The rapid development of the fine root network was achieved during the second year after planting (Laclau *et al.*, 2003b), leading to the nearly complete colonization of the soil volume to a depth of 3 m at two years old (Bouillet *et al.*, 2002). For NO_3^- and Mg^{2+} , the fluxes were slightly higher at 50 and 100 m when the forest floor was removed, most likely as a result of the slower root development in the R treatment (Antoine Versini, unpublished data). The lower nutrient fluxes observed the second year suggested that the large amount of nutrient transferred in subsoil during the first year were efficiently uptaken by tree during the second year,

limiting the risk of nutrient losses by deep drainage. The conservative cycling of nutrient have already been demonstrated for first rotations of *Eucalyptus* in Congo and Brazil with lower amount of organic matter in the forest floor than in the DS treatment of our second and third rotations (Laclau *et al.*, 2010b). The higher losses recorded at 4 m in our study consisted of about $1.3 \text{ g Na}^+ \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ and $2.0 \text{ g Cl}^- \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ at the overall for the two treatment and over the two studied year. This feature should result from the high mobility of these nutrients and from lower uptake by trees as compared to other nutrients. Indeed, the nutrient availability of these nutrients probably exceeds tree requirement since Na^+ concentrations were rather higher in tree compartment of the R than in the DS treatment. In our study site, Cl^- was definitely uptake by trees as indicated by Cl^- concentrations in harvest residues, confirming that the conservative assumption for Cl^- was hindered by high inputs from decomposing material, losses by deep drainage and uptake by trees. Kauffman *et al.* (2003) also reported losses of litter-derived Cl^- by deep drainage just after clear-cutting in a sandy soil and underlined the risk to use this element in studies dealing with hydrological transport or weathering.

The nutrient amounts recovered in aboveground tree biomass of the two treatments at the end of the study were generally lower than nutrient fluxes in the upper soil layer during the first year. The nutrient fluxes in topsoil solutions accounted to respectively 172 %, 128 %, 86 %, 163 % and 95 % of the stock of N, K, Ca, Mg and Na in the aboveground biomass two years after planting for the R treatment. The remaining nutrient might be either still retain in the subsoil or transferred to the forest floor by litterfall during the second year since the loss at 4 m depth were low for most of the nutrients. The remaining nutrient were even higher in the DS treatment since nutrient fluxes accounted to 169 %, 289 %, 68 %, 146 % and 303 % of the stock of N, K, Ca, Mg and Na in the aboveground biomass two years after planting. This suggest that large amounts of nutrient transferred in the subsoil layer during the first year were still available for tree growth at the onset of the third year, probably contributing to maintain the higher productivity of the DS treatment until the end of the rotation (Saint-André *et al.*, 2008; Laclau *et al.*, 2010a).

The plantation of *Eucalyptus* in Congo are known to be mainly N limited since the soils are well provided with P (Bouillet *et al.*, 2004). However, the N concentrations in tree compartment of the DS treatment were not significantly higher than in those of the R treatment and the N production in the upper soil layers was quite similar in both treatments. The large amount of K⁺ released during the first year was likely to enhance early productivity in the DS treatment as supported by differences of K concentrations in tree compartment between treatments. The optimum N:K ratio in leaves defined by Herbert (1996) for early *E. grandis* in South Africa was of 3.5, matching with our value of 3.5 for the DS treatment while the ratio was of 4.4 for the R treatment, suggesting that K amount was too low relative to N amount to ensure optimum productivity in this treatment. Ca might also play an important role in tree growth response to organic manipulation as suggested by 2-fold higher concentrations in the tree compartment of the DS treatment than in those of the R treatment. Moreover, the Ca was the only element for which amount in tree biomass at two years exceeded nutrient fluxes during the first year for both treatments. The tree growth in the DS treatment was probably less Ca limited since the Ca:Mg ratio in leaves were of 1.4 and 2.7 respectively in the R and DS treatment while the optimum was > 3.3 for *E. grandis* in South Africa (Herbert, 1996).

4.2 Source and dynamics of DOM

The forest floor removal led to significantly lower DOC fluxes over the study period, especially in topsoil leachates. Contrarily, DON fluxes were not significantly influenced by organic manipulation. An increased in DOC in O layer leachates and at 30 cm soil depth was observed by Lajtha *et al.* (2005) after addition of woody debris but this trend was not followed by a corresponding increase in DON. Kalbitz *et al.* (2007) reported significant increase in DOC and DON in O layer leachates when litter inputs were doubled and a significant decline of DOC after 5 years of litterfall exclusion without impact on DON fluxes. Chang *et al.* (2007) found significant differences of DON fluxes under the O layer and of DON and DOC fluxes at 60 cm soil depth between a control treatment and a treatment where litter was tripled in a Taiwan *Chamaecyparis* forest.

In this study, the topsoil layer appeared as a major source for the production of DOM since fluxes were at their higher levels in solutions collected in the first centimetres of the soil for both treatments. The production of DON in the topsoil layer was slightly

higher the first year but values were of 1.0 and 1.2 g N m⁻² yr⁻¹ respectively in the R and DS treatments over the study period. This contribution of the topsoil layer to DON fluxes in our study was in the range of values reported in a Taiwan *Chamaecyparis* forest (1.3-1.75 g N m⁻² yr⁻¹, Chang *et al.*, 2007), in German hardwood forest (0.7-1.1 g N m⁻² yr⁻¹, Park and Matzner, 2003; Kalbitz *et al.*, 2007) and in several studies on forest soil reviewed by Michalzik *et al.* (0.3 and 1.8 g N m⁻² yr⁻¹, 2001). The DON was mainly produced in the first cm of the mineral soil rather than in the O layer since fluxes in the topsoil leachates were not significantly different between treatments. The difference of DON fluxes suggested that only 21 and 6 % of the DON in the DS treatment was derived from the O layer the first and the second year after planting. The harvest residues added in the DS treatment were ¹⁵N labelled and a rapid calculation with values of dissolved ¹⁵N in the forest floor from Versini *et al.* (2012b) showed that 25 and 5% of the dissolved N came from harvest residues, indicating that the harvest residues were a major source of dissolved N relative to the litter from the previous rotation.

The production of DOC in the first cm of the soil was constant over the study in the R treatment and averaged 13.4 g C m⁻² yr⁻¹ while DOC fluxes were two-fold higher the first year in the DS treatment with 50.0 g C m⁻² yr⁻¹ than the second year with 26.1 g C m⁻² yr⁻¹. The DOC fluxes from the forest floor in our tropical *Eucalyptus* plantations were higher than reported values in South Australian *Eucalyptus* plantations, ranging between 2.0 to 22.0 g C m⁻² yr⁻¹ depending on the soil texture (Stevens and Cox, 1999) but tallied with reported values ranging between 16.3 and 60.3 g C m⁻² yr⁻¹ in different Indonesian tropical forests (Fujii *et al.*, 2009; Fujii *et al.*, 2011), between 10.0 and 40.0 g C m⁻² yr⁻¹ in various temperate forests (Michalzik *et al.*, 2001) or between 10.0 and 85.0 g C m⁻² yr⁻¹ in various forests (Neff and Asner, 2001).

The DOC collected the first year in the first soil centimetres of the R treatment probably originated from the coarsest fraction of the topsoil which is generally constituted of particulate OM less ¹³C enriched than the bulk SOM (Epron *et al.*, 2009). Indeed, the δ¹³C values of this DOM (-25.0 ‰ for stand B and -27.2 ‰ for stand A) were found intermediate between *Eucalyptus* litter δ¹³C (-30.5 ‰) and SOM δ¹³C of the 0-5 cm soil layer (-19.2 ‰ for stand B and -23.7 ‰ for stand A) while the O layer has been removed and root litter excluded from the zero tension lysimeters. Many studies observed that DOM in the mineral soil neither resembled fresh plant residues nor bulk SOM pool but

rather to partly humified SOM processed by microbes (Currie *et al.*, 1996). Sanderman *et al.* (2008) found similitude between DOC in the mineral soil and humified silt- and clay associated OM fractions and hypothesized that DOC came from a spatially limited C pool that is smaller but more dynamic than the bulk C. Thus, the localization of the DOM source in the coarse OM fraction of the soil rather than in the fine fraction might reflect differences of C pools dynamics among ecosystems and particularly of the microbial activity associated to these OM fractions.

In the DS treatment, the contribution of the O layer to DOC production was confirmed by higher DOC fluxes, DOC:DON ratio and aromaticity in the forest floor leachates of this treatment than in the leachates of the R treatment. Indeed, the DOC leachates from the O layer contains usually more lignin-derived aromatic compounds than DOC derived from SOM (Kalbitz *et al.*, 2006). The DOC/DON of 28 in the forest floor leachates of the DS treatment was intermediate between the C/N of the Oa layer of about 36 and the C:N ratio of the 0-2.5 cm soil layer of about 20 while DOC/DON in the R treatment was of 18, much closer to the C/N of the 0-2.5 cm soil layer (Data from Versini *et al.*, 2012b). The differences of DOC fluxes at the forest floor between treatments suggested that about 73 and 49% of the DOC in the DS treatment derived from the O layer the first and the second year after planting, respectively. Assuming that the DOC in the DS treatment originated both from coarse OM as measured in the R treatment the first year and from *Eucalyptus* litter, we found that about 73 and 54% of the DOC was derived from *Eucalyptus* litter in the DS treatment.

Therefore, the O layer was well a major source of DOC in the DS treatment as proposed by several authors (Qualls, 2000; Kalbitz *et al.*, 2007; Riaz *et al.*, 2012) but the first centimetres of the mineral soil provided a significant part of the DOC and most of the DON. Yano *et al.* (2004) found that the dominant source of DOC and DON was not the O layer but the mineral topsoil (0-10 cm) in an American coniferous old-growth stand, suggesting for their part that production may be attributed to root exudation and biological turnover in the rhizosphere.

The amount of DOC and DON sharply declined from the first cm of the soil to 15 cm while the decrease was much more progressive from 15 cm to 200 cm soil depth. The losses at 2 m soil depth were similar whatever the treatment and the year and were only of 2.1 g

C m⁻² yr⁻¹ and 0.2 g N m⁻² yr⁻¹. The value for DOC loss were in accordance with those reported in Indonesian forests (1.0 to 5.4 g C m⁻² yr⁻¹, Fujii *et al.*, 2011) but at the lower level of DOC losses in various forests (2.0 to 40.0 g C m⁻² yr⁻¹, Neff and Asner, 2001). The value of DON loss were in the range of values under the rooting zone reported by Michalzik *et al.* from several forests (0.0 to 0.9 g N m⁻² yr⁻¹, 2001). Net DOM losses should actually be negligible since the depth of these coastal Congolese soils exceeds 100 m. The decrease in DOM through soil depth could be either the result of DOM sorption on mineral surface (Kaiser and Guggenberger, 2000; Guggenberger and Kaiser, 2003; Sanderman and Amundson, 2008) or to mineralization of the most labile part of the DOM (Kalbitz *et al.*, 2003; Cleveland *et al.*, 2004). In parallel to DOM decline, the C/N and the DOC aromaticity dropped drastically in the first 15 cm of the soil profile and to a lesser extent along the rest of the soil profile in our study. This feature indicated that preferential retention of hydrophobic compounds on mineral surfaces was more important than mineralization of hydrophilic compounds. Several authors have shown that hydrophobic organic compounds have higher affinity with the soil matrix than hydrophilic compounds (Guggenberger and Zech, 1993; Kaiser *et al.*, 2001). However, the sharp DOC decline observed in the first 15 cm of the soil profile should also be induced by microbial decay since microbial biomasses were at their higher level in the upper soil layers (Versini *et al.*, 2012b). The C/N, the aromaticity and the $\delta^{13}\text{C}$ of DOM were no longer different between treatments from the depth of 15 cm, indicating that most of the DOM derived from the O layer in the DS treatment was retained or partly exchanged in the first 15 cm of the soil. Moreover, most of the downward DOC along the soil profile probably derived from the mineral topsoil layer since the DOM $\delta^{13}\text{C}$ of both treatments at the different depth were closer to the DOM $\delta^{13}\text{C}$ observed in the first cm of the R treatment than to SOM $\delta^{13}\text{C}$ of the different depth. Nevertheless, limited exchanges between downward migrating DOM and the solid phase OM were observed at few dates, identifiable by peaks of DOM $\delta^{13}\text{C}$ matching with SOM $\delta^{13}\text{C}$ of the same depth. These exchanges appeared mainly in the beginning of the rainy season but the underlying mechanisms remained difficult to elucidate. Sanderman *et al.* (2008) advanced that continuous exchanges of downward DOC with a reactive C pool such as organo-mineral associations, might explain the compositional shift in DOC observed with soil depth.

Whether exchange was not the general pattern in our study, adsorption probably occurred regarding the DOC decline through the soil profile. Although these soils have been often presented as large exporters of DOC (Aitkenhead-Peterson *et al.*, 2007; Sanderman *et al.*, 2008; Fujii *et al.*, 2011), the DOM fluxes were very low at 2 m soil depth. These soils are dominated by kaolinite which is known to have low affinity with DOC (Benke *et al.*, 1999). However, the iron and aluminium (hydr)oxides are considered to be the most important sorbents for DOM in soils (Kaiser *et al.*, 1996) and Kindler *et al.* (2011) found that the ratio of organic C to the concentration of iron plus aluminium (hydr)oxides is a good indicator of the capacity of subsoils to sorb the downward DOC from topsoil. According to the relationship of Kindler *et al.* (2011), we found that between 80 and 100% of the downward DOC was expected to be retained in the subsoil since iron and aluminium concentrations largely overpass organic C in this soil layer. Nevertheless, the potential for C sequestration remained very low since the amount of DOC in the soil profile were negligible relative to soil C stocks. This finding was coherent with the very low refreshment of SOM below 15 cm soil depth. Indeed, according to the $\delta^{13}\text{C}$ of SOM at 50 cm soil depth, most of the SOM was still derived from savanna at 50 cm soil depth 15 years after afforestation with *Eucalyptus* (Trouvé *et al.*, 1994).

5. Conclusion

In these nutrient-poor sandy soils, the nutrition of *Eucalyptus* relied as much on the rapid release of nutrient from the organic layer during the first year after clear-cutting as on the mineralization of nutrient in the upper soil layer. The high amount of K^+ released from the organic layer during the first year after clear-cutting was likely to be involved in early tree as well as Ca^{2+} over the two first year after planting. The topsoil was shown to be the major source of NO_3^- probably as a consequence of N immobilization within the organic layer. Despite no differences between treatments during the first year, N cycling was probably involved in tree response to organic manipulation with POM transfers in the topsoil and rapid mineralization during the second and the third year after planting. Despite low retention capacity and high organic inputs, these plantations appeared very conservative for nutrients thanks to their high depth and to the rapid colonization of the soil profile by *Eucalyptus* roots.

The organic layer produced important amount of DOC which were consumed by microorganisms and preferentially retained in the first 15 cm of the soil profile but the topsoil appeared as the main source of DON. It is the more humified coarse fraction of the topsoil OM which determined the DOC composition in the soil. As expected in this sandy soil, exchanges between the aqueous phase and SOM along the soil profile were scarce and DOC chemistry remained homogeneous along the soil profile. A trend toward strong net absorption of DOM with depth was observed, probably related to high amount of hydro(oxides) of Fe and Al in the subsoil. As a consequence, DOM losses were found very low despite the coarse texture of these soils but the implications for C sequestration remained highly limited since these fluxes were very low regarding OM stocks of these soils.

Acknowledgements

We acknowledge CRDPI, the Republic of Congo and EFC. We are particularly grateful to J.C. Mazoumbou, S. Ngoyi, A. Diamesso and A. Kinana from the CRDPI for field measurements. We thank CIRAD researchers such as L. Saint-André, P. Vigneron, P. Bouvet or D. Epron for sample transports from Congo to French laboratories. We thank Christian Hossan, Claude Brechet and Nicolas Angeli from the PTEF-pôle isotopie of the INRA of Nancy, Karine Alary and Naema Bouarfa from the CIRAD-AMI laboratory of Montpellier, Gilles Nourisson and Séverine Bienaimé from the BEF-INRA laboratory of Nancy for carrying out the analyses.

References

- Aitkenhead-Peterson J.A., Smart R.P., Aitkenhead M.J., Cresser M.S. and McDowell W.H., 2007. Spatial and temporal variation of dissolved organic carbon export from gauged and ungauged watersheds of Dee Valley, Scotland. Effect of land cover and C:N. . *Water Resources Research* **43**, W05442.
- Benke M.B., Mermut A.R. and Shariatmadari H., 1999. Retention of dissolved organic carbon from vinasse by a tropical soil, kaolinite, and Fe-oxides. *Geoderma* **91**, 47-63.
- Bouillet J.-P., Laclau J.-P., Arnaud M., Thongo-M'Bou A., Saint-André L. and Jourdan C., 2002. Changes with age in the spatial distribution of roots of *Eucalyptus* clone in Congo: Impact on water and nutrient uptake. *Forest Ecology and Management* **171**, 43-57.

- Bouillet J.-P., Safou-Matondo R., Laclau J.-P., Nzila J.d.D., Ranger J. and Deleporte P., 2004. Pour une production durable des plantations d'*Eucalyptus* au Congo: la fertilisation. *Bois et forêts des tropiques* **279**, 23-35.
- Chang S.-C., Wang C.-P., Feng C.-M., Rees R., Hell U. and Matzner E., 2007. Soil fluxes of mineral elements and dissolved organic matter following manipulation of leaf litter input in a Taiwan *Chamaecyparis* forest. *Forest Ecology and Management* **242**, 133-141.
- Chantigny M.H., 2003. Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. *Geoderma* **113**, 357-380.
- Chen J., Gu B., LeBoeuf E.J., Pan H. and Dai S., 2002. Spectroscopic characterization of the structural and functional properties of natural organic matter fractions. *Chemosphere* **48**, 59-68.
- Cleveland C.C., Neff J.C., Townsend A.R. and Hood E., 2004. Composition, dynamics, and fate of leached dissolved organic matter in terrestrial ecosystems: results from a decomposition experiment. *Ecosystems* **7**, 175-285.
- Currie W.S., Aber J., McDowell W.H., Boone R.D. and Magill A.H., 1996. Vertical transport of dissolved organic C and N under long-term N amendments in pine and hardwood forests. *Biogeochemistry* **35**, 471-505.
- Currie W.S. and Aber J.D., 1997. Modeling leaching as a decomposition process in humid montane forests. *Ecology* **78**, 1844-1860.
- Dilling J. and Kaiser K., 2002. Estimation of the hydrophobic fraction of dissolved organic matter in water samples using UV photometry. *Water Research* **36**, 5037-5044.
- Epron D., Marsden C., Thongo-M'Bou A., Saint-André L., d'Annunzio R. and Nouvellon Y., 2009. Soil carbon dynamics following afforestation of a tropical savannah with *Eucalyptus* in Congo. *Plant and Soil* **323**, 309-322.
- FAO, 2010. Planted forests in sustainable forest management. A statement of principles.
- Fröberg M., Berggren D., Bergkvist B., Bryant C. and Mulder J., 2006. Concentration and fluxes of dissolved organic carbon (DOC) in three norway spruce stands along a climatic gradient in Sweden. *Biogeochemistry* **77**, 1-23.
- Fröberg M., Kleja D.B., Bergkvist B., Tipping E. and Mulder J., 2005. Dissolved organic carbon leaching from a coniferous forest floor - A field manipulation experiment. *Biogeochemistry* **75**, 271-287.
- Fujii K., Hartono A., Funakawa S., Uemura M. and Kosaki T., 2011. Fluxes of dissolved organic carbon in three tropical secondary forests developed on serpentine and mudstone. *Geoderma* **163**, 119-126.
- Fujii K., Uemura M., Hayakawa C., Funakawa S., Sukartiningsih, Kosaki T. and Ohta S., 2009. Fluxes of dissolved organic carbon in two tropical forest ecosystems of East Kalimantan, Indonesia. *Geoderma* **152**, 127-136.
- Guggenberger G. and Kaiser K., 2003. Dissolved organic matter in soil: challenging the paradigm of sorptive preservation. *Geoderma* **113**, 293-310.
- Guggenberger G. and Zech W., 1993. Dissolved organic carbon control in acid forest soils of the Fichtelgebirge (Germany) as revealed by distribution patterns and structural composition analyses. *Geoderma* **59**, 109-129.
- Herbert M.A., 1996. Fertilizers and eucalypt plantations in South Africa. In: Attiwill, P.M., Adams, M.A. (Eds.), *Nutrition of eucalypts*. CSIRO, Australia, pp. 303-325.

- Jaffrain J., Gérard F., Meyer M. and Ranger J., 2007. Assessing the quality of dissolved organic matter in forest soils using ultraviolet absorption spectrophotometry. *Soil Science Society of America Journal* **71**, 1851-1858.
- John B., Ludwig B. and Flessa H., 2003. Carbon dynamics determined by natural ^{13}C abundance in microcosm experiments with soils from long-term maize and rye monocultures. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 1193-1202.
- Jourdan C., Silva E.V., Gonçalves J.L.M., Ranger J., Moreira R.M. and Laclau J.P., 2008. Fine root production and turnover in Brazilian *Eucalyptus* plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* **256**, 396-404.
- Kaiser K. and Guggenberger G., 2000. The role of DOM sorption to mineral surfaces in the preservation of organic matter in soils. *Organic Geochemistry* **31**, 711-725.
- Kaiser K., Guggenberger G. and Zech W., 1996. Sorption of DOM and DOM fractions to forest soils. *Geoderma* **74**, 281-303.
- Kaiser K., Guggenberger G. and Zech W., 2001. Isotopic fractionation of dissolved organic carbon in shallow forest soils as affected by sorption. *European Journal of Soil Science* **52**, 585-597.
- Kalbitz K., Kaiser K., Bargholz J. and Dardenne P., 2006. Lignin degradation controls the production of dissolved organic matter in decomposing foliar litter. *European Journal of Soil Science* **57**, 504-516.
- Kalbitz K., Meyer A., Yang R. and Gerstberger P., 2007. Response of dissolved organic matter in the forest floor to long-term manipulation of litter and throughfall inputs. *Biogeochemistry* **86**, 301-318.
- Kalbitz K., Schwesig D., Schmerwitz J., Kaiser K., Haumaier L., Glaser B., Ellerbrock R. and Leinweber P., 2003. Changes in properties of soil-derived dissolved organic matter induced by biodegradation. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 1129-1142.
- Kauffman S.J., Royer D.L., Chang S.B. and Berner R.A., 2003. Export of chloride after clearcutting in the Hubbard Brook sandbox experiment. *Biogeochemistry* **63**, 23-33.
- Kindler R., Siemens J.A.N., Kaiser K., Walmsley D.C., Bernhofer C., Buchmann N., Cellier P., Eugster W., Gleixner G., Grunwald T., Heim A., Ibrom A., Jones S.K., Jones M., Klumpp K., Kutsch W., Larsen K.S., Lehuger S., Loubet B., McKenzie R., Moors E., Osborne B., Pilegaard K.I.M., Reibmann C., Saunders M., Schmidt M.W.I., Schrumpf M., Seyfferth J., Skiba U.T.E., Soussana J.-F., Sutton M.A., Tefs C., Vowinkel B., Zeeman M.J. and Kaupenjohann M., 2011. Dissolved carbon leaching from soil is a crucial component of the net ecosystem carbon balance. *Global Change Biology* **17**, 1167-1185.
- Klotzbücher T., Kaiser K., Stepper C., Van Loon E., Gerstberger P. and Kalbitz K., 2012. Long-term litter input manipulation effects on production and properties of dissolved organic matter in the forest floor of a Norway spruce stand. *Plant and Soil*, 1-10.
- Laclau J.-P., Levillain J., Deleporte P., Nzila J.d.D., Bouillet J.-P., Saint André L., Versini A., Mareschal L., Nouvellon Y., Thongo-M'Bou A. and Ranger J., 2010a. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sandy tropical soil. *Forest Ecology and Management* **260**, 2148-2159.
- Laclau J.-P., Ranger J., De Moraes Gonçalves J.L., Maquère V., Krusche A.V., Thongo-M'Bou A., Nouvellon Y., Saint-André L., Bouillet J.-P., De Cassia Piccolo M. and Deleporte P., 2010b. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations: Main

- features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management* **259**, 1771-1785.
- Laclau J.-P., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-André L., Marlet S. and Bouillet J.-P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management* **210**, 375-391.
- Laclau J.-P., Ranger J., Nzila J.d.D., Bouillet J.-P. and Deleporte P., 2003a. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 2. Chemical composition of soil solutions. *Forest Ecology and Management* **180**, 527-544.
- Laclau J.P., Deleporte P., Ranger J., Bouillet J.P. and Kazotti G., 2003b. Nutrient dynamics throughout the rotation of *Eucalyptus* clonal stands in Congo. *Annals of Botany* **91**, 879-892.
- Lajtha K., Crow S., Yano Y., Kaushal S., Sulzman E., Sollins P. and Spears J., 2005. Detrital controls on soil solution N and dissolved organic matter in soils: A field experiment. *Biogeochemistry* **76**, 261-281.
- Levillain J., Thongo-M'bou A., Deleporte P., Saint-Andre L. and Jourdan C., 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in *Eucalyptus* forest plantations? *Annals of Botany* **108**, 221-230.
- Lovett G.M., Likens G.E., Buso D.C., Driscoll C.T. and Bailey S.W., 2005. The biogeochemistry of chlorine at Hubbard Brook, New Hampshire, USA. *Biogeochemistry* **72**, 191-232.
- Maisto G., De Marco A., Meola A., Sessa L. and Virzo De Santo A., 2011. Nutrient dynamics in litter mixtures of four Mediterranean maquis species decomposing in situ. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 520-530.
- Mareschal L., Nzila J.D.D., Turpault M.P., Thongo-M'Bou A., Mazoumbou J.C., Bouillet J.P., Ranger J. and Laclau J.P., 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocene deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma* **162**, 159-170.
- Michalzik B., Kalbitz K., Park J.H., Solinger S. and Matzner E., 2001. Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen – a synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry* **52**, 173-205.
- Michalzik B. and Matzner E., 1999. Dynamics of dissolved organic nitrogen and carbon in a Central European Norway spruce ecosystem. *European Journal of Soil Science* **50**, 579-590.
- Müller M., Alewell C. and Hagedorn F., 2009. Effective retention of litter-derived dissolved organic carbon in organic layers. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 1066-1074.
- Nambiar E.K.S., 2008. Introduction: sustained productivity of plantation forests in the tropics: a decade of research partnership. In: (Ed.), N.E.K.S. (Ed.), Site Management and productivity in tropical plantation forests. proceedings of workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 1-3.
- Neff J.C. and Asner G.P., 2001. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* **4**, 29-48.

- Nzila J.d.D., Bouillet J.-P., Laclau J.-P. and Ranger J., 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in *Eucalyptus* plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* **171**, 209-221.
- Park J.-H. and Matzner E., 2003. Controls on the release of dissolved organic carbon and nitrogen from a deciduous forest floor investigated by manipulations of aboveground litter inputs and water flux. *Biogeochemistry* **66**, 265-286.
- Qualls R.G., 2000. Comparison of the behavior of soluble organic and inorganic nutrients in forest soils. *Forest Ecology and Management* **138**, 29-50.
- Ranger J., Marques R. and Jussy J.H., 2001. Forest soil dynamics during stand development assessed by lysimeter and centrifuge solutions. *Forest Ecology and Management* **144**, 129-145.
- Rees R., Chang S.C., Wang C.P. and Matzner E., 2006. Release of nutrients and dissolved organic carbon during decomposition of *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* leaves in a mountain forest in Taiwan. *Journal of plant nutrient and soil science* **169**, 792-798.
- Riaz M., Mian I., Bhatti A. and Cresser M., 2012. An exploration of how litter controls drainage water DIN, DON and DOC dynamics in freely draining acid grassland soils. *Biogeochemistry* **107**, 165-185.
- Saint-André L., Laclau J.-P., Deleporte P., Gava P., Gonçalves J., Nzila J.d.D., Smith C., Du Toit B., Xu D., Sankaran K., Marien J., Nouvellon Y., Bouillet J.-P. and Ranger J., 2008. Slash and litter management effects on eucalyptus productivity: a synthesis using a growth and yield modelling approach. In: Nambiar, E., Ranger, J., Tiarks, A., Toma, T. (Eds.), Proceedings of workshop in Brazil 2004 and in Indonesia 2006. CIFOR.
- Saint-André L., Thongo-M'Bou A., Mabiala A., Mouvondy W., Jourdan C., Rouspard O., Deleporte P., Hamel O. and Nouvellon Y., 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* **205**, 199-214.
- Sanderman J. and Amundson R., 2008. A comparative study of dissolved organic carbon transport and stabilization in California forest and grassland soils. *Biogeochemistry* **89**, 309-327.
- Sanderman J., Baldock J. and Amundson R., 2008. Dissolved organic carbon chemistry and dynamics in contrasting forest and grassland soils. *Biogeochemistry* **89**, 181-198.
- Sauer D., Sponagel H., Sommer M., Giani L., Jahn R. and Stahr K., 2007. Review Article Podzol: Soil of the Year 2007 A Plant Soil review on its genesis, occurrence, and functions. *Journal of plant nutrient and soil science* **170**, 581-597.
- Sayer E.J., 2006. Using experimental manipulations to access the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biology review* **81**, 1-31.
- Schwartz D., Mariotti A., Trouvé C., Van Den Borg K. and Guillet B., 1992. Etude des profils isotopiques ^{13}C et ^{14}C d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique de la matière organique et l'histoire de la végétation. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences* **315**, 1411-1417.
- Smethurst P.J., Herbert A.M. and Ballard L.M., 2001. Fertilization effects on soil solution chemistry in three eucalypt plantations. *Soil Science Society of American Journal* **65**, 795-804.

- Stevens D.P. and Cox J.W., 1999. Pathways of phosphorus, nitrogen and carbon movement over and through texturally differentiated soils, South Australia. *Australian Journal of Soil Research* **37**, 679–693.
- Swift M.J., Heal O.W. and Anderson J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. In, *Studies in Ecology*. Blackwell Scient. Publ., p. 372.
- Trouvé C., Mariotti A., Schwartz D. and Guillet B., 1994. Soil organic carbon dynamics under *Eucalyptus* and *Pinus* planted on savannas in the Congo. *Soil Biology and Biochemistry* **26**, 287–295.
- Versini A., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Kinana A., Mareschal L., Zeller B., Ranger J. and Epron D., 2012a. The manipulation of organic residues affects tree growth and heterotrophic CO₂ efflux in a tropical *Eucalyptus* plantation. *Forest Ecology and Management* **in press**.
- Versini A., Zeller B., Derrien D., Mazoumbou J.C., Mareschal L., Ranger J. and Laclau J.-P., 2012b. The central role of harvest residue-derived nitrogen for tree growth and soil fertility in a tropical *Eucalyptus* plantation: a ¹⁵N-labelling experiment.
- Yano Y., Lajtha K., Sollins P. and Caldwell B.A., 2004. Chemical and seasonal controls on the dynamics of dissolved organic matter in a coniferous old-growth stand in the Pacific Northwest, USA. *Biogeochemistry* **71**, 197–223.
- Zsolnay A., 1996. Dissolved humus in soil waters. In: Piccolo, A. (Ed.), *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, pp. 171– 223.

THE ROLE OF ^{15}N LABELED HARVEST RESIDUES TO SUSTAIN TREE GROWTH AND SOM FORMATION IN A TROPICAL *EUCALYPTUS* PLANTATION

A. VERSINI^{a,b,c}, B. ZELLER^c, D. DERRIEN^c, J.-C. MAZOUNBOU^b, L. MARESCHAL^{a,b}, L. SAINT-ANDRE^c, J. RANGER^c & J.-P. LACLAU^{a,d}

^a CIRAD, UMR111, Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & Agro-écosystèmes, F34060 Montpellier, France ; ^b Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des Plantations Industrielles, BP 1291- Pointe Noire, Republic of Congo ; ^c INRA, UR1138, Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers, Champenoux, France ; ^d Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia, 05508-900, São Paulo, Brazil

Suggested journal for submission: Ecosystems.

Abstract

Tropical plantations are likely to supply a growing share of the increasing world demand for forest products. We aimed to gain insight into the role of the nitrogen (N) contained in ^{15}N -labeled harvest residues (HR) in soil N cycling and tree growth by (1) studying the dynamics of ^{15}N release throughout decomposition; (2) determining the vertical transport pathways of ^{15}N from the forest floor to the upper soil layers; and (3) quantifying the contributions of HR to soil N stocks and the supply of ^{15}N to young *Eucalyptus* trees. Almost all of the ^{15}N initially contained in the HR was recovered 2 years after deposition, with 21% remaining in HR, 38% being transferred to the underlying O layers, 21% being transferred to the 0-15 cm soil layer and approximately 15% accumulating in the tree biomass. Two pathways of N transfers from the O layer to the mineral soil were observed: 1/ the leaching of dissolved ^{15}N from fresh litter during the first year after planting which probably actively contributed to *Eucalyptus* N nutrition, and 2/ the transport of particulate organic matter (POM) in percolating water which contributed to SOM buildup in the first 15 cm of the soil. Approximately 39 % of the N content in 2-year-old *Eucalyptus* trees was derived from the labeled harvest residues. The fast growth of *Eucalyptus* trees established on N-poor sandy tropical soils largely rely on their ability to efficiently take up nutrients leached to the deep soil during the first year and directly in the topsoil layer at the onset of the second year.

Keywords

^{15}N -labeling, harvest residues, dissolved nitrogen, particulate organic matter, *Eucalyptus* plantation, tropical soil

1. Introduction

While forest areas are slowly expanding in boreal, temperate and subtropical regions, land use changes still cause high deforestation rates in the tropics (FAO, 2010). Forest plantations have emerged as an important option to reduce the pressure on natural tropical rainforests, supplying a growing share of the demand for wood, fiber, fuel and non-wood forest products (Paquette & Messier, 2010). *Eucalyptus* is the most widely planted hardwood genus in tropical regions, covering approximately 20 million hectares (Iglesias-Trabado & Wilstermann, 2008). These plantations are among the most productive parts of the world's forests, provided that forestry practices are appropriate. Sustainable management of fast-growing *Eucalyptus* plantations largely relies on balanced nutrient budgets and maintenance of soil organic matter (SOM) stocks (Laclau *et al.*, 2005, Nambiar & Kallio, 2008, Tiessen *et al.*, 1994). SOM is a key component of soil fertility in the tropics as a support for cations and a significant source of nutrients through mineralization (Feller & Beare, 1997, Lal, 2004, Zech *et al.*, 1997). Organic residue manipulation is likely to rapidly modify soil properties (Tiarks & Ranger, 2008), particularly the amount and the quality of SOM (Chen & Xu, 2005, Huang *et al.*, 2011, Mathers *et al.*, 2003). Experiments in fast-growing tropical plantation forests have shown that aboveground biomass production over a full rotation can be up to twice as high in plots with large amounts of harvest residues (HR) at planting compared to plots where the forest floor layer has been removed (Laclau *et al.*, 2010a). Understanding how organic residue management affects SOM in tropical soils is crucial to ensure the sustainability of tropical forest plantations.

Isotopic tools using ^{15}N -labeled material provide the ability to study the N dynamics in decomposing litter material (D'Annunzio *et al.*, 2008b, Schimel & Hättenschwiler, 2007) and the stabilization of organic N in mineral soil in detail (Bird *et al.*, 2008, Hatton *et al.*, 2012). The transfer of ^{15}N from decaying litter to the organic soil layer, mineral soil layer, microbial biomass and plant biomass has been studied in few forest ecosystems (Blumfield *et al.*, 2004, Fahey *et al.*, 2011, Swanston & Myrold, 1997, Tonon *et al.*, 2007, Zeller *et al.*, 2000). This vertical transfer of OM in soil profiles can be strongly influenced by biotic transport resulting from the activity of bioturbator soil fauna (Rasse *et al.*, 2006, Tonneijck & Jongmans, 2008) and/or fungi (Frey *et al.*, 2003). Other potential

modes of OM transfer from litter to topsoil layers include leaching of dissolved OM (DOM) and transport of particulate OM (POM) associated to percolating water. In the last decade, many studies in boreal and temperate forests have demonstrated that the transport of DOM from decomposing litter to soil layers is a major process involved in SOM formation via the sorption of DOM onto mineral surfaces (Guggenberger & Kaiser, 2003, Kaiser & Guggenberger, 2000, Kalbitz & Kaiser, 2008). Studies in the tropics are required to allow a discussion of the generality of mechanisms of OM transfer, and organic N must be targeted in DOM analyses, as most such analyses have focused on C (Chantigny, 2003).

Nitrogen is the main nutrient limiting *Eucalyptus* growth in Congolese plantations (Bouillet *et al.*, 2004). The SOM stocks are particularly low in these sandy soils as a result of centuries of annual burning of savannah that has been afforested with *Eucalyptus* since the 1970s (Schwartz *et al.*, 1996). The biogeochemical cycles of nutrients are highly conservative in these plantations as a result of rapid uptake of nutrients by tree roots in upper soil layers (Laclau *et al.*, 2004). The growth strategy of *Eucalyptus* trees has made it possible to achieve high biomass yields, despite the existence of poor soils and low fertilization inputs. However, N exports associated with trunk removal at harvesting are not completely compensated by current fertilization regimes in Congolese plantations, leading to unbalanced N input-output budgets (Laclau *et al.*, 2005). A recent study monitoring soil CO_2 effluxes in plots with contrasting amounts of HRs demonstrated that tree growth is highly dependent on HR mineralization, suggesting that the amount of N released throughout HR decomposition in the first two years after clear cutting contributes greatly to tree growth (Versini *et al.*, 2012).

Our objective was to trace the fate of HR-derived N in *Eucalyptus* plantation forests to gain insight into the role of HR decay in soil N dynamics and plant N nutrition in tropical sandy soils. We used ^{15}N -labeled HRs (bark, branches, leaves and twigs) to i) quantify the release of N throughout HR decomposition; ii) assess the vertical pathways involved in the incorporation of HR-derived N into the upper soil layers; and iii) estimate the contribution of HRs to supplying the N requirements of *Eucalyptus* trees and to maintain the N soil stocks over the first two years after planting.

2. Material and methods

2.1. Study site

The Kondi study site is located in the coastal area of the Republic of the Congo (4° 34' S, 11° 54' E, 100 m elevation). The climate is sub-equatorial with a rainy season from October to May and a dry season from June to September. The mean annual rainfall is approximately 1,350 mm, and the mean annual temperature is 25°C, with limited seasonal variations of approximately 5°C. The soil is classified as a Ferralic Arenosol (FAO classification). Briefly, this soil is characterized by a homogeneous sandy texture down to more than ten meters, a moderately acidic soil pH, and very low amounts of exchangeable base cations and organic matter. The soil mineralogy is dominated by quartz and kaolinite, and nutrient-bearing minerals are very scarce. A thorough description of the soil at the study site can be found in Mareschal *et al.* (2011).

The present study was carried out in 2 adjacent stands (A and B) planted on native savannah with a natural *Eucalyptus* hybrid (PF1, clone 1-41). The A stand was afforested in 1992 and the B stand in 2001, both at a stocking density of 532 trees per ha. The A stand was harvested in 2001; the remaining stumps were killed via glyphosate application, and the plot was re-planted with a more productive clone (18-52) of an *E. urophylla* (ST Blake) x *E. grandis* (Hill ex Maid.) hybrid at a stocking density of 800 trees per ha. Both stands were harvested in March 2009, and the 18-52 clone was re-planted in the two stands in June 2009 at a stocking density of 800 trees per ha, following glyphosate application to kill the remaining stumps and the understory.

The amounts of fertilizers added to the plots during afforestation of the native savannah were 10.3 kg N ha⁻¹, 10.3 kg P ha⁻¹ and 16.7 kg K ha⁻¹ at planting in 1992 for stand A, 43.2 kg N ha⁻¹ at planting in 2001 for both stands and 43.2 kg N ha⁻¹ again at planting in 2009 in the two stands. Successive glyphosate application over the two first years after planting allowed total control of weeds (no grasses or shrubs in the plots). After each clear cutting, the remaining harvest residues (bark, branches, leaves and twigs) were homogeneously distributed throughout the plot area.

2.2. Application of labeled harvest residues

In March 2005, a fertilization experiment was set up 20 km from our study site in which 40 cuttings of the 1-41 and the 18-52 clones (twenty trees per clone) were labeled at planting with 160 g of unlabeled N ammonium-nitrate and 40 g of ^{15}N ammonium-nitrate (^{15}N atom excess of 20 %), applied at the 0-15 cm soil depth around each tree. In March 2009, all labeled trees were harvested and separated into three components: 1- leaves and twigs ($\varnothing < 1$ cm), 2- stem bark and 3- branches ($1 \text{ cm} < \varnothing < 3$ cm). The isotope compositions ($\delta^{15}\text{N}$) were 259 ‰ and 232 ‰ for leaves and twigs, 440 ‰ and 329 ‰ for bark, 264 ‰ and 193 ‰ for branches for the 18-52 and 1-41 clones, respectively (Figure 1).

We estimated the amounts of dry matter (DM) in HRs in plots A and B from measurements of the diameter at breast height (DBH) and height performed just before harvesting for 1008 and 350 trees, respectively, and the allometric relationships for each tree component (Saint-André *et al.*, 2005). The estimated harvest residues in March 2009 consisted of 2.12 kg DM m^{-2} of leaves and twigs, 1.44 kg DM m^{-2} of bark and 0.70 kg DM m^{-2} of branches in plot A and 1.67 kg DM m^{-2} of leaves and twigs, 1.30 kg DM m^{-2} of bark and 0.28 kg DM m^{-2} of branches in plot B. After tree harvesting, we replaced the unlabeled residues with the same quantity of labeled material from the 18-52 clone (plot A) or the 1-41 clone (plot B) in 3 sub-plots of 2 m^2 in each plot. Labeled HRs were distributed homogeneously above the litter from the previous rotation. A medium-mesh nylon screen (mesh size = 2 cm^2) was positioned on the HRs to prevent subsequent addition of material from current litterfall.

2.3. Soil sampling

Twice a year, at the middle and the end of the rainy season (December and June, respectively), an area of 0.25 m^2 was carefully sampled using a metallic frame in each labeled sub-plot. The fresh litter on top of the nylon screen was removed, and the decomposing labeled HR components were collected separately over the whole 0.25 m^2 surface. Thereafter, the underlying litter layer was collected and separated into the O_e and O_a soil layers using a 4 mm mesh sieve. The O_e layer consisted of fragmented OM and the O_a layer of humified OM. The A_1 soil layers (0-2.5, 2.5-5.0, 5.0-7.5, 7.5-10 and 10-15 cm) were manually collected over the whole 0.25 m^2 surface. Each soil layer was

homogenized in a bucket; roots were removed; and approximately 500 g of soil was collected.

In addition, the 0-5, 5-15 and 15-25 cm soil layers were sampled in each labeled sub-plot to quantify the soil microbial biomass in December 2009, June 2010 and December 2010.

2.4. Soil solution sampling

We used lysimeters installed in plots A and B to track the fate of ^{15}N from HRs in soil solutions for the two stands. Details of the lysimeter design set up in 1999 at different depths (from 15 cm to 6 m) were given in Laclau *et al.* (2003). In March 2009, unlabeled HR were replaced with an equal amount of ^{15}N -labeled HRs over two areas of 10 m² above the lysimeters in each plot. In each plot, gravitational solutions were collected beneath the forest floor layer (HR+O_e+O_a) with two sets of nine thin zero-tension lysimeters (40 cm x 2.5 cm). These solutions were collected in polyethylene containers situated downhill in closed pits. Additionally, soil solutions were collected in glass bottles at depths of 15 cm, 50 cm and 1 m from two replicates of ceramic cup lysimeters connected to a vacuum pump and maintained manually (checked daily) at a constant suction of approximately -70 kPa in each plot. Once a week, the solutions were transported to the laboratory where they were kept at +4°C. The samples were filtered (0.45 µm), and a monthly pooled sample was prepared. A 20 ml aliquot of each sample was sent to the BEF-INRA laboratory (Nancy, France) for N concentration analyses. The two replicates per depth and per plot of the remaining soil solution were then pooled proportionally to the volume collected, freeze dried (Alpha 1-2 freeze dryer with manifold, Christ, Germany), and sent to the BEF-INRA laboratory for isotopic analyses. Soil solutions were collected from February 2009 (before addition of labeled HRs) to June 2011.

2.5. Tree biomass sampling

At the end of the study period (June 2011, two years after planting), leaves, stem bark and branches were sampled in triplicate at mid crown height on the four trees surrounding each labeled sub-plot of 2 m². The trees were not felled because the experiment was ongoing.

Twenty-four trees were destructively sampled in June 2011, and allometric relationships were established using the Non Liner Procedure (SAS, 9.2) to predict the biomass of leaf, branch, bark, trunk and stump. These equations were applied to trees (height and *DBH*) surrounding the labeled sub-plots. At the end of the study, the below-ground biomass was estimated for 3 medium-sized trees in stand A. Biomass of fine roots ($\varnothing < 2 \text{ mm}$) and medium-sized roots ($2 \text{ mm} < \varnothing < 10 \text{ mm}$) was quantified using a root auger (inner diameter of 8 cm) down to a depth of 3 m at thirteen positions close to each sampled tree. Coarse roots ($\varnothing > 10 \text{ mm}$) were excavated in three trenches of 3.3 m x 3.7 m down to a depth of 3 m (Levillain *et al.*, 2011, Saint-André *et al.*, 2005). We considered the belowground biomass to be similar in plots A and B.

2.6. Chemical and isotopic analyses

Litter samples were oven-dried at 65 °C until reaching a constant weight, then weighed and ground. Representative subsamples were sent for analysis to the BEF-INRA laboratory (Nancy, France).

An aliquot of each sample was finely ground and homogenized for isotopic analyses. The elemental and isotopic compositions (C, N and ^{15}N) of the HR, forest floor, soil and *Eucalyptus* tree component samples were determined with an Elemental Analyzer-Isotope Ratio Mass Spectrometer (EA-IRMS, Delta S, Thermo-Finnigan, Germany) using appropriate standards for normalization correction, instrument linearity, and precision purposes. The N concentrations in the tree biomass were measured with a CHN analyzer (NCS 2500, ThermoQuest, CE Instrument, Wigan, UK).

The total N and C concentrations in the soil solutions were measured with a TOC/TN analyzer, and the concentrations of ^{15}N were measured in freeze-dried products from soil solutions with the EA-IRMS. Litter samples (O_e and O_a) were sometimes polluted by soil mineral particles. Ash contents were determined after combustion of subsamples in a muffle furnace at 450 °C for 6 h and used to correct the dry mass for soil contamination. The C, N and ^{15}N concentrations in the litter layer were also corrected as follows:

$$[E]_L = \frac{[E]_{LS} - [E]_S \times S}{L} \quad (1)$$

where $[E]_L$, $[E]_S$ and $[E]_{LS}$ were the element or the isotopic concentrations (%) of the litter, the topsoil and the sample, respectively, and S and L were the soil (mineral) and the litter (organic) proportions obtained after sample combustion (%).

The potential role of the microbial biomass in the transfer of N from the organic layer to the mineral topsoil compartment was investigated. The chloroform fumigation-extraction technique was used on 3 samples per plot from each soil layer (Vance *et al.*, 1987). Briefly, 40 g of fresh soil was fumigated over 24 h, at room temperature in darkness, and soluble N was extracted using 200 ml 0.05 M K_2SO_4 . The total extractable N and C concentrations in fumigated and non-fumigated extracts were measured with a TOC/TN analyzer (Shimadzu, TOC-VCSN, TNM-1), and microbial C and N were calculated from the difference between the fumigated and non-fumigated extracts. Finally, the fumigated and non-fumigated extracts were evaporated at 65 °C and stored for isotopic analyses.

2.7. Isotopic calculations and reference samples

The isotopic composition was expressed in delta units ($\delta^{15}N$, ‰):

$$\delta^{15}N = \left[\frac{R_{sample} - R_{std}}{R_{std}} \right] \times 1000 \quad (2)$$

where R is the ratio of ^{15}N to ^{14}N .

For the forest floor, soil and biomass components, the ^{15}N enrichment was also given as $\Delta^{15}N$ (‰) by computing the differences in $\delta^{15}N$ values between the labeled sample and an unlabeled control:

$$\Delta^{15}N = \delta^{15}N_{sample} - \delta^{15}N_{control} \quad (2')$$

Control values were measured from the material sampled prior to the addition of labeled HR for the forest floor ($n = 8$), the 0-5 and 5-15 cm soil layers ($n = 4$) and different *Eucalyptus* tree compartments ($n = 5$ for leaves and twigs, bark, branches and roots) (Table 1).

To compute the ^{15}N recovery budget, we used the abundance unit, $A^{15}N$, defined as follows:

$$A^{15}N = \frac{{}^{15}N}{{}^{15}N + {}^{14}N}$$

The amount of ^{15}N tracer (^{15}N excess) in each sample or compartment was given by the following equation:

$$^{15}\text{N}_{\text{excess}} = (A^{15}\text{N}_{\text{sample}} - A^{15}\text{N}_{\text{control}}) \times N_{\text{sample}} \times \text{mass}_{\text{sample}} \quad (3)$$

where N_{sample} is the N concentration ($\text{mg N g}^{-1} \text{ DM}$), and $\text{mass}_{\text{sample}}$ is the dry mass of the sample based on the bulk density for soil and on allometric equations for tree biomass (g DM m^{-2}). Previous studies have shown that bulk density is influenced little by different land uses in our sandy soil (Mareschal *et al.*, 2011), and here, we assumed that it did not change through time.

As ^{15}N was only measured in the leaf, branch and bark components, the ^{15}N abundance in branches was used to estimate the accumulation of ^{15}N in trunk, stump, medium-sized roots and coarse roots. The ^{15}N abundance within fine roots was considered to be similar to the values obtained for the leaf and twig compartment. A previous study have shown that the $\delta^{15}\text{N}$ of leaves, branches, trunk and roots were not significantly different 20 months after fertilization with ^{15}N ammonium-nitrate (D'annunzio, unpublished data).

The natural abundance of ^{15}N in the microbial biomass was considered to be similar to the natural ^{15}N abundance in the soil (Table 1) in order to roughly estimate excess ^{15}N in June 2010 and December 2010.

Finally, we estimated the contribution from HR-derived N to soil N stocks and tree biomass N at the end of the study (June 2011) with the following equation:

$$N_{\text{contribution}} = ^{15}\text{N}_{\text{recovery}} \times \frac{N_{\text{HR}}}{N_{\text{compartment}}} \quad (4)$$

where $N_{\text{contribution}}$ is the proportion of N (%) contained in a given compartment (topsoil or tree biomass) derived from HRs; $^{15}\text{N}_{\text{recovery}}$ is the proportion of ^{15}N recovered in the topsoil or in the tree biomass (%); N_{HR} is the amount of N initially contained in the HR (mg N m^{-2}); and $N_{\text{compartment}}$ is the amount of N contained in the topsoil or in the tree biomass (mg N m^{-2}).

2.8. Statistical analyses

The study was carried out from March 2009 to June 2011, two years after planting (27 months after clear cutting of the previous stand rotation). Since the 0-2.5 cm soil layer was prone to high variations, Pearson correlation coefficients were computed between

the ^{15}N increments in the 2.5-15 cm soil layer between each sampling date and the cumulative rainfall over each period.

Table 1 Initial physical and chemical properties of harvest residue components, O_e and O_a layers and soil layers at the study site. The differences between the two plots were not significantly different in the mineral soil, and mean values are indicated. Standard errors are given ($n=3$ for each O layer; $n = 5$ for each harvest residue component; and $n = 24$ for each soil layer).

Plot	Soil layer	Bulk density (g cm^{-3})	Mass (kg DM m^{-2})	Concentrations		C:N ratio	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
				C (%)	N (%)		
A	Leaves and twigs	-	2.1	50.10 \pm 0.15	1.18 \pm 0.45	43 \pm 2	0.22
	Barks	-	1.4	45.20 \pm 1.95	0.20 \pm 0.12	223 \pm 4	0.55
	Branches	-	0.7	49.20 \pm 0.42	0.14 \pm 0.09	351 \pm 19	0.56
	O_e layer	-	1.0	48.00 \pm 1.60	0.85 \pm 0.01	58 \pm 6	0.75
	O_a layer	-	1.1	44.50 \pm 8.80	1.15 \pm 0.00	39 \pm 2	1.68
B	Leaves and twigs	-	1.7	51.80 \pm 0.11	2.08 \pm 0.50	25 \pm 1	2.60
	Barks	-	1.1	45.80 \pm 0.15	0.38 \pm 0.17	122 \pm 6	2.57
	Branches	-	0.3	49.20 \pm 0.13	0.21 \pm 0.12	240 \pm 13	3.24
	O_e layer	-	0.9	47.30 \pm 2.30	1.00 \pm 0.02	47 \pm 3	2.43
	O_a layer	-	0.6	39.90 \pm 2.00	1.19 \pm 0.01	34 \pm 1	2.18
A	0-2.5 cm	1.39 \pm 0.04	34.8	1.02 \pm 0.12	0.05 \pm 0.00	20 \pm 1	5.10
	2.5-5 cm	1.46 \pm 0.03	36.4	0.58 \pm 0.03	0.04 \pm 0.00	15 \pm 0	
	5-7.5 cm	1.49 \pm 0.04	37.3	0.55 \pm 0.04	0.04 \pm 0.00	14 \pm 0	
	7.5-10 cm	1.50 \pm 0.04	37.5	0.66 \pm 0.03	0.06 \pm 0.00	12 \pm 0	9.44
	10-15 cm	1.42 \pm 0.06	70.9	0.50 \pm 0.02	0.04 \pm 0.00	15 \pm 1	

One-way ANOVAs were applied for each sampling date to assess the effect of plots (A or B) on ^{15}N recovery (% of ^{15}N initially applied) in the forest floor or in the 0-15 cm topsoil layer. The same analysis was used to assess the effect of the plot (A or B) on the ^{15}N recovery in the tree biomass at the end of the study.

All of the data were processed using the SAS 9.2 software package (SAS Inc., Cary, NC, USA). The probability level used to determine significance was $P < 0.05$.

3. Results

3.1. Mass loss and nitrogen dynamics in decomposing harvest residues and in the O layer

The mass loss dynamics of harvest residues were nearly identical in both stands (Figure 1). Many *Microlepidoptera* sp. caterpillars feeding on leaf limbs were observed in the first 5 months of decomposition. The mass of leaves and twigs (L+T) decreased more slowly during the second year. The mass loss of the bark compartment was less than 20 % during the first year of decomposition but increased sharply during the second year, reaching 70-80 % of the initial mass at the end of the study period. Fungi and termites (*Pseudacanthotermes militaris*) were frequently observed from the beginning of the second year after HR deposition but only 40 % of the initial mass of branches had been lost at the end of the study. After two years of decomposition, the mass loss of the overall HRs was approximately 70 %. The dry matter of the O_e layer remained stable during the first year after HR deposition, after which mass loss increased greatly in the second year. The time course was different for the O_a component, which showed a rapid initial mass loss. Two years after planting, the mass loss of the O_e and O_a layers reached approximately 40 % and 54 % of their initial mass weight, respectively.

The decomposition patterns were influenced little by seasonal variations, and 62 % of the initial mass of the forest floor (HR+ O_e + O_a) was lost within the two years. The C:N ratios in the forest floor samples followed a similar pattern in the two plots, despite the higher initial N concentrations in plot B than in plot A (Table 1). In the L+T compartment, the C:N ratio increased during the first year of decomposition as a result of large N losses (Figure 1). It remained stable from the end of the first year after harvesting until the end of the study period. In the bark, branch and O_e components, the C:N ratios decreased progressively as a result of N content increases (Figure 1). The $\Delta^{15}\text{N}$ values did not change over the study period for the three HR components. This pattern showed that unlabeled exogenous N from the litter of the previous rotation or from the A layer did not dilute the isotopic signal in the HRs (Figure 1). In contrast, the $\Delta^{15}\text{N}$ values increased sharply from March 2009 to December 2009 in the O_e and O_a layers, most likely resulting from the loss of ^{15}N from labeled L+T (Figure 1).

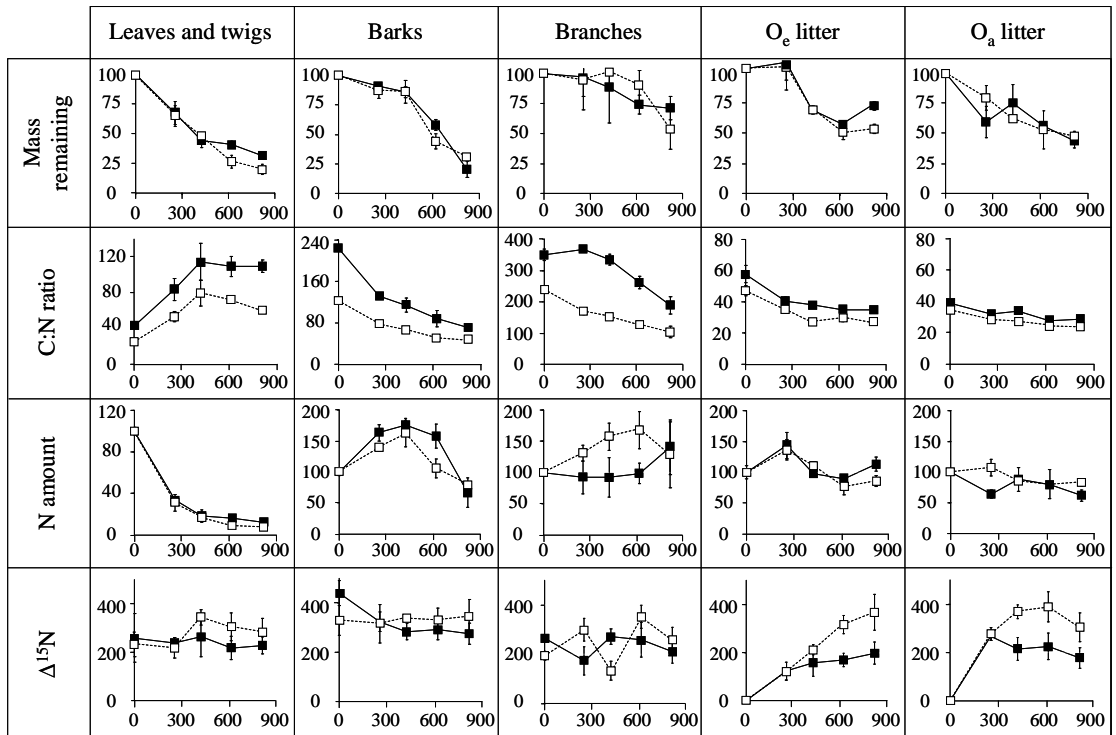


Figure 1 Time course (day) of the remaining mass (%), C:N ratio, N content (%) and $\Delta^{15}\text{N}$ (‰) within the forest floor components: leaves and twigs, bark, branches and O_e and O_a litter layers in plot A (filled symbol) and B (empty symbol) over 821 days after harvesting. The standard errors are indicated at each sampling date ($n = 3$).

3.2. ^{15}N enrichment in upper soil layers

The release of ^{15}N over two years of HR decomposition resulted in progressive ^{15}N enrichment ($\Delta^{15}\text{N}$) of the examined soil layers, except for the 0-2.5 cm layer, which was more enriched in June 2010 than in December 2010 (Figure 2). The ^{15}N enrichment decreased with soil depth from approximately 36 ‰ in the 0-2.5 cm layer to 5 ‰ at in the 10-15 cm layer, suggesting very low ^{15}N enrichment below a depth of 15 cm.

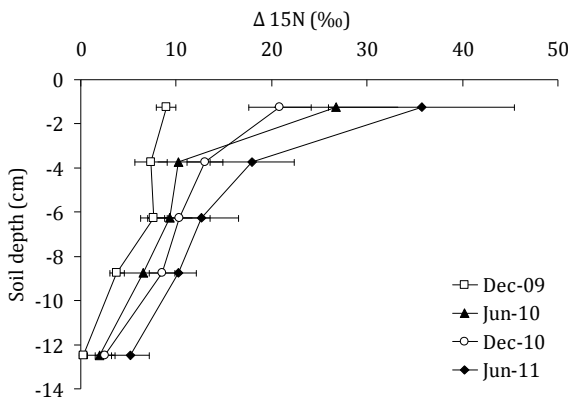


Figure 2 Changes in $\Delta^{15}\text{N}$ with soil depth from 9 to 27 months after the deposition of ^{15}N -labeled harvest residues on the forest floor. $\Delta^{15}\text{N}$ is ^{15}N enrichment calculated from control samples according to equation 2'. The standard errors are indicated at each sampling date ($n = 6$).

Microbial extractable N and C decreased with soil depth for all plots and sampling dates (Figure 3). Microbial extractable C was significantly higher the first sampling date than at the following dates while microbial extractable N decreased more progressively. The C:N ratio were similar in the 5-15 and in the 15-25 cm layers on each measurement date and were approximately 20 % lower than in the 0-5 cm layer. The C:N ratio largely increased from December 2009 to December 2010 in all soil layers. While the microbial $\delta^{15}\text{N}$ values were similar in June and December 2010 in plot A, a sharp increase occurred in the upper soil layers from June to December 2010 in plot B.

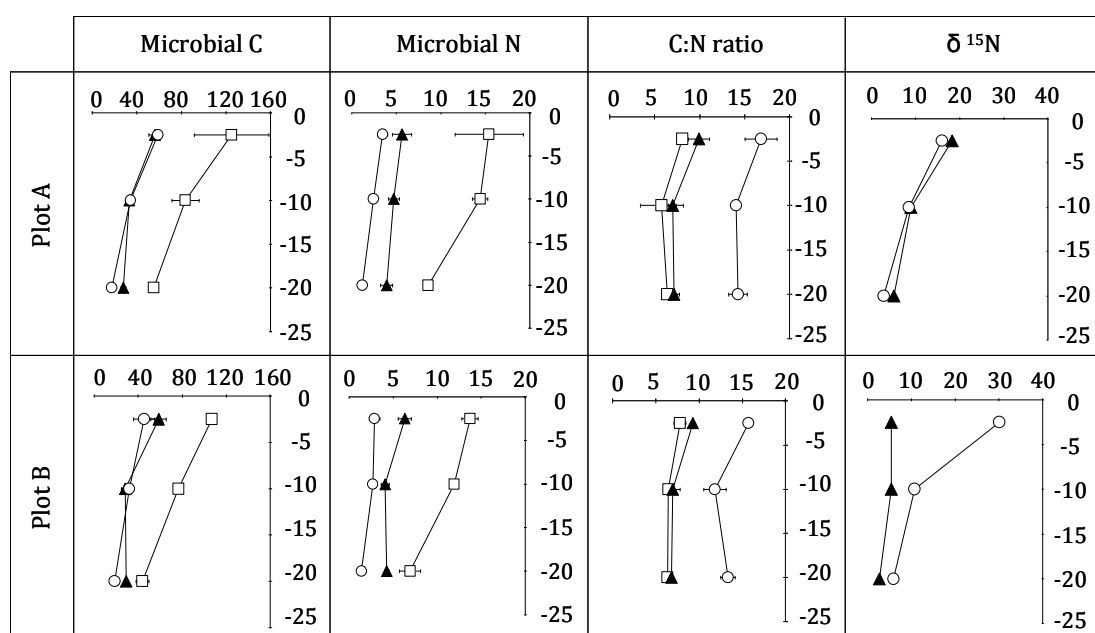


Figure 3 Microbial C (mg C kg⁻¹ soil), microbial N (mg N kg⁻¹ soil), microbial C:N ratio and microbial $\delta^{15}\text{N}$ (‰) in the 0-5 cm, 5-15 cm and 15-25 cm soil layers in December 2009 (white square), June 2010 (black triangle) and December 2010 (white circle), at 8, 15 and 21 months after the deposition of ^{15}N -labeled harvest residues on the forest floor, respectively. The means and standard errors in plots A and B are given for microbial C, microbial N and the microbial C:N ratio ($n = 3$). One composite sample per depth was analyzed on the two last dates in each plot to determine microbial $\delta^{15}\text{N}$.

3.3. Nitrogen in soil solutions

The concentrations of total dissolved N were highly increased the first year following the harvest but dropped to pre-harvesting level the second year, whatever the soil depth (Figure 4). The dissolved N concentrations were lower than 10 mg N l⁻¹ beneath the

forest floor but increased sharply at a depth of 15 cm with a maximum value of 36 mg N l⁻¹. The N concentrations progressively declined throughout the soil profile, reaching maximum values of 18 mg N l⁻¹ and 14 mg N l⁻¹ respectively at the depth of 50 cm and 1 m. The dissolved N concentrations remained very low at the depth of 1 m, with most of the values lower than 5 mg N l⁻¹, except for three dates with values higher than 10 mg N l⁻¹ (Figure 4).

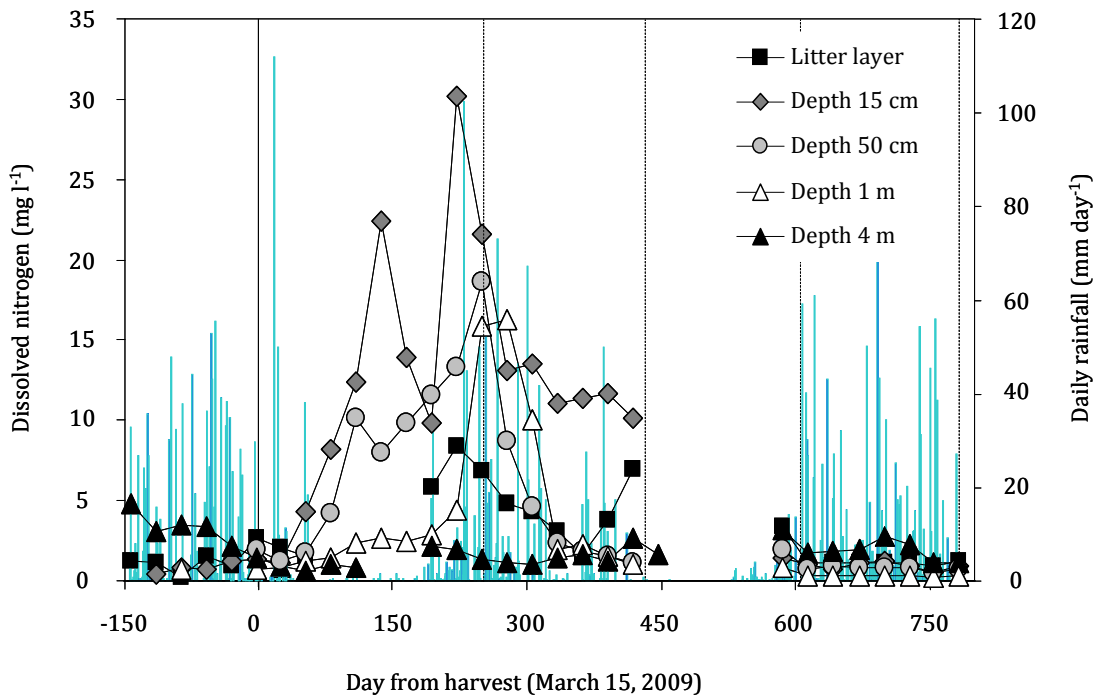


Figure 4 Time course of daily rainfall and dissolved nitrogen beneath the litter layer (zero-tension lysimeters) and at depths of 15, 50 and 200 cm (tension lysimeters). The unbroken line indicates the date of deposition of the ¹⁵N-labeled residues on the forest floor, at the harvesting of the previous *Eucalyptus* stand, and the four soil sampling dates after the establishment of the treatments are indicated by dotted lines. The values given are the means for the two plots, and standard errors are indicated with vertical bars ($n = 2-4$).

The $\delta^{15}\text{N}$ values for total dissolved N highly increase during the first year relative to the natural abundance of dissolved N (measured prior to labeled HR deposition and in another treatment without labeled HR: 6 ± 2 ‰). Over the first year, the mean values of $\delta^{15}\text{N}$ were of 69 ± 14 ‰, 59 ± 11 ‰, 119 ± 52 ‰ and 25 ± 5 ‰, respectively under the forest floor, at 15 cm, 50 cm and 1 m soil depth (Figure 5). During the second year, the

mean $\delta^{15}\text{N}$ of dissolved N dropped to 18 ± 4 ‰, 13 ± 2 ‰, 16 ± 2 ‰ and 17 ± 1 ‰, respectively for the same soil layers (Figure 5).

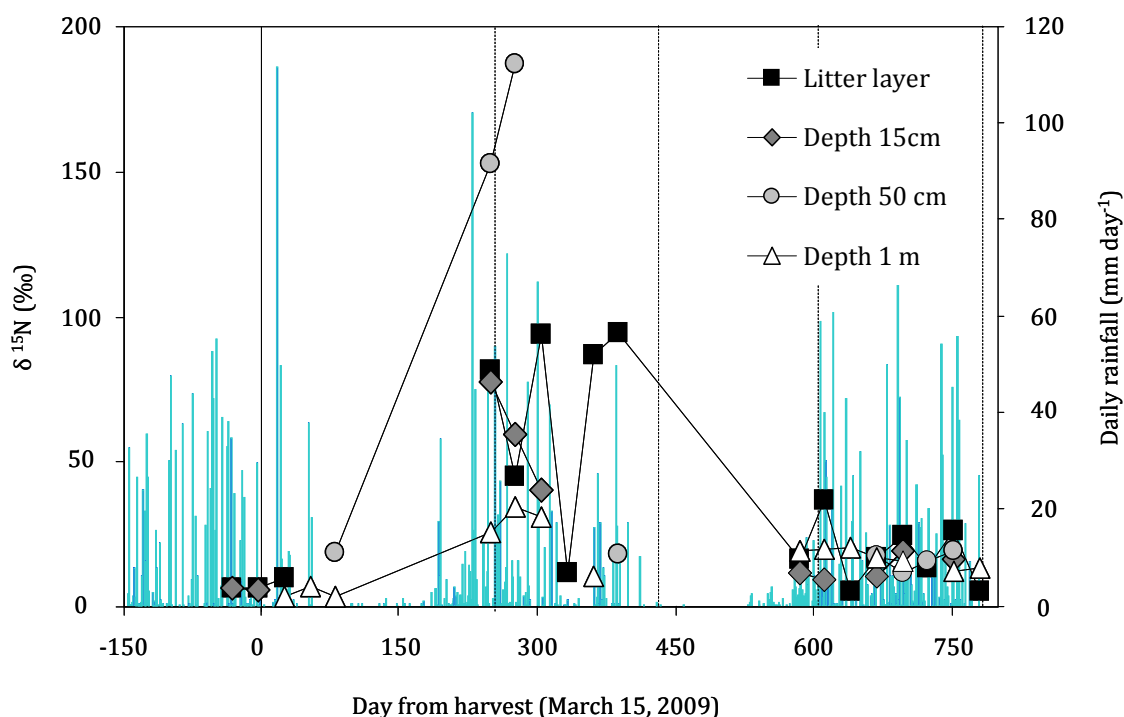


Figure 5 Time-course of daily rainfall and $\delta^{15}\text{N}$ values in dissolved organic matter sampled beneath the litter layer (zero tension lysimeters) and at depths of 15, 50 and 100 cm (tension lysimeters). The unbroken line indicates the date of deposition of the ^{15}N -labeled residues on the forest floor, at the harvesting of the previous *Eucalyptus* stand, and the four soil sampling dates after the establishment of the treatments are indicated by dotted lines.

3.4. Accumulation of harvest residue-derived ^{15}N in tree components

The tree biomass was about 41 kg tree^{-1} at the average, of which the half was composed by the woody compartment (trunk + branches). The leaves and twigs and woody compartments contained respectively 42 and 31 % of the total N stocks of the tree biomass (Table 2). The total amounts of N in trees surrounding labeled sub-plots were about $167 \text{ g N tree}^{-1}$. The $\Delta^{15}\text{N}$ values ranged from 6.4 ‰ to 9.2 ‰ in the aerial compartments, with low variability being observed among trees and between the two plots (S.E. < 1.1 ‰; Table 2).

Table 2 Biomass of different tree compartments two years after planting. The mean concentrations and amounts of nitrogen (N), $\Delta^{15}\text{N}$ and ^{15}N contents within leaves, barks, branches, trunk, stump, fine, medium-sized and coarse roots are indicated. The standard errors are given in parentheses ($n = 6$ for aboveground compartments and $n = 3$ for belowground biomass). $\Delta^{15}\text{N}$ is the ^{15}N enrichment estimated from control samples according to equation 2 and the amount of ^{15}N from equation 3.

Tree compartment	Biomass (kg tree ⁻¹)	N concentrations (g N kg ⁻¹)	N amount (g N tree ⁻¹)	$\Delta^{15}\text{N}$ (‰)	^{15}N amount (mg ^{15}N tree ⁻¹)
Leaves	3.9 ± 1.0	18.2 ± 1.2	70.5 ± 19.0	9.2 ± 0.9	2.5 ± 0.6
Barks	3.0 ± 0.7	4.0 ± 0.4	11.7 ± 2.9	6.4 ± 1.1	0.3 ± 0.1
Branches	7.6 ± 2.0	3.0 ± 0.3	22.8 ± 6.5	6.5 ± 0.7	0.5 ± 0.1
Trunk	15.2 ± 3.7	1.9 ± 0.1	28.2 ± 7.4		0.7 ± 0.2*
Stump	4.3 ± 1.3	2.1 ± 0.3	8.8 ± 2.4		0.2 ± 0.0*
Fine roots	2.3 ± 0.4	5.1 ± 0.3	11.9 ± 2.6		0.4 ± 0.1*
Medium-sized roots	2.1 ± 0.3	3.5 ± 0.5	7.2 ± 1.5		0.2 ± 0.0*
Coarse roots	2.3 ± 1.0	2.4 ± 0.2	5.7 ± 1.5		0.1 ± 0.0*
Total	40.6 ± 4.9		166.7 ± 36.8		4.9 ± 1.0

* The ^{15}N content in trunk is calculated from the $\Delta^{15}\text{N}$ of branch; the ^{15}N content in stump is calculated from the N concentrations and the $\Delta^{15}\text{N}$ of branch; the ^{15}N content in fine roots from the $\Delta^{15}\text{N}$ of leaves and twigs; and the ^{15}N content in medium-sized and coarse roots from the $\Delta^{15}\text{N}$ of branch.

3.5. ^{15}N budgets throughout the two first years after planting

Despite the different amounts of ^{15}N initially contained in the HRs deposited in plots A and B, the ^{15}N proportions in the soil layers recovered during the study period (expressed as the % of applied ^{15}N) or in two-year-old *Eucalyptus* trees were not significantly different between the two plots.

Seven months after HR deposition at the soil surface, only 46 % of the applied ^{15}N was recovered within the HRs, and most of the ^{15}N released was found in the O_e and O_a layers (Table 3). The rapid loss of ^{15}N from the HRs after clear cutting occurred mainly from the L+T compartment, which contained 83 % of the applied ^{15}N at the beginning of the study, 26 % after 9 months of decomposition and finally 9 % at the end of the study (Figure 6). The proportion of ^{15}N within the bark component rose from 15 % in March 2009 to 21 % in June 2010, and then decreased to 9 % two years after planting. The ^{15}N recovery within branches changed little throughout the study period, with values ranging from 2-3 % of the total amount of ^{15}N , whatever the sampling date.

The amount of ^{15}N recovered in the 0-15 cm soil layer increased during the first two years after planting, reaching 21 ± 4 % of the ^{15}N pool added to the soil surface with labeled HRs at the end of the study period (Table 3, Figure 6). The increase in ^{15}N in the 2.5-15 cm soil layer between each sampling date was correlated with the cumulative rainfall over each period ($R = 0.65$, $P = 0.00062$, $n = 24$). In June 2010 and 2011, the ^{15}N recovery in the 0-2.5 cm layer was 56 % and 52 % of the ^{15}N recovered in the 0-15 cm layer, respectively. However, only 38 % and 37 % of the total amount of ^{15}N in the 0-15 cm layer were recovered in the 0-2.5 cm layer in December 2009 and 2010. This pattern suggested that the rainy season (from October to May) favored the transfer of ^{15}N from the forest floor to the 0-2.5 cm layer. The total recovery of ^{15}N in the upper soil samples (including HR, O_e , O_a and 0-15 cm layers) decreased from 91 ± 10 % seven months after labeled HR deposition at the soil surface to 80 ± 12 % after twenty-seven months of decomposition (Table 3). At this last date, 15 ± 2 % of the amount of ^{15}N initially present in the HRs was recovered in the tree biomass, and the total recovery within the ecosystem compartments sampled was 95 ± 12 %. The ^{15}N contained in the microbial biomass in June and December 2010 was less than 2 % of the ^{15}N pool in the 0-15 cm soil layer and was therefore low in the total recovery budgets.

4. Discussion

4.1. Harvest residue decomposition and N release to soil

Our results indicate rapid decomposition and transfer of N to the soil. Indeed, after two years, only 20 ± 9 % of the initial ^{15}N remained in un-decomposed HRs. First, leaf limb consumption by *Microlepidoptera* led to a large and rapid transfer of ^{15}N to the underlying organic layers within the first six months after HR deposition. The ^{15}N time course showed that fragmented leaves were mainly recovered in the O_e layer, while *Microlepidoptera* feces were mainly found in the O_a layer. The high C/N ratio in the L+T compartment one year after HR deposition indicated that twigs dominated the remaining portion of the L+T compartment. In contrast to what was observed for leaves, branches were not a source of ^{15}N throughout the study period. The amount of N within the bark component increased during the first year of decomposition, most likely through incorporation of N from other soil components.

Table 3. Amount of ^{15}N contained in the forest floor layer (harvest residues, O_e and O_a layers), the mineral soil (0-15 cm soil layer), the microbial biomass (0-25 cm soil layer) and the tree biomass from 6 to 24 months after planting relative to the total ^{15}N content in HRs at the initiation of the study. Mean and standard errors for three replicates in each plot (A and B) are indicated ($n = 6$).

	^{15}N recovery (%)			
	Dec-09	Jun-10	Dec-10	Jun-11
Harvest residues	46.5 \pm 6.6	40.5 \pm 5.0	29.5 \pm 3.1	20.6 \pm 3.6
O_e layer	15.8 \pm 2.4	18.9 \pm 2.8	19.2 \pm 2.6	26.4 \pm 3.9
O_a layer	24.6 \pm 2.6	24.8 \pm 3.4	25.5 \pm 4.1	12.1 \pm 3.4
Forest floor	86.9 \pm 9.6	84.1 \pm 9.6	74.2 \pm 7.7	59.0 \pm 8.8
0-2.5 cm	1.6 \pm 0.3	4.4 \pm 0.9	3.3 \pm 0.5	10.7 \pm 3.3
2.5-5 cm	1.1 \pm 0.2	1.4 \pm 0.2	2.0 \pm 0.2	2.9 \pm 0.6
5-7.5 cm	0.8 \pm 0.1	0.8 \pm 0.2	1.1 \pm 0.4	3.8 \pm 1.3
7.5-10 cm	0.6 \pm 0.2	0.8 \pm 0.4	1.6 \pm 0.3	2.2 \pm 0.5
10 -15 cm	0.1 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0.8 \pm 0.3	1.0 \pm 0.4
0-15 cm	4.3 \pm 0.3	7.8 \pm 0.4	8.9 \pm 0.6	20.6 \pm 3.5
Microbial biomass	N.D.	0.1 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	N.D.
Tree biomass	N.D.	N.D.	N.D.	15.4 \pm 1.5
Total recovery	91.2 \pm 9.9	92.1 \pm 11.1	83.2 \pm 8.3	94.9 \pm 12.3

N.D.: not determined.

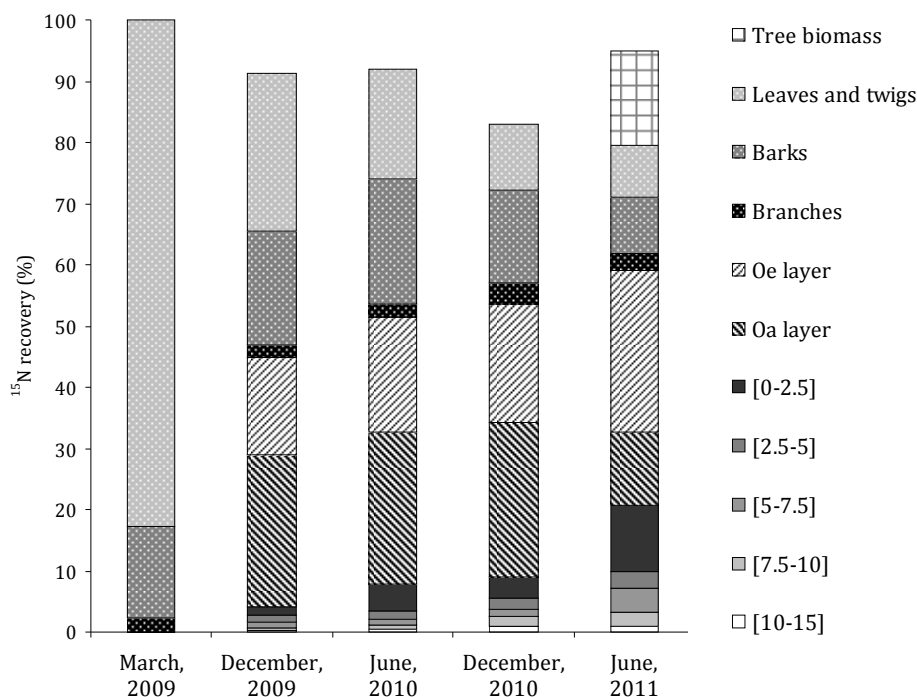


Figure 6 Recovery of ^{15}N from harvest residues within different forest compartments during the experiment.

As bark $\Delta^{15}\text{N}$ did not change, the most likely source of N (^{15}N) was the L+T component. We can suggest the existence of saprophytic fungi-mediated N transfer between the L+T and bark compartments, as these organisms have been recognized as key actors in such processes (Frey *et al.*, 2003, Lindahl *et al.*, 2001, Zeller *et al.*, 2000). The increase in microbial C/N in the topsoil from December 2009 to December 2010 suggests a progressive shift from bacterial-dominated to fungal-dominated microbial communities the second year after HR deposition (Wallander *et al.*, 2003). A major environmental disturbance occurring at the litter-soil interface after clear cutting might explain a decline in the fungal biomass and subsequent recolonization. Indeed, fungi are very sensitive to microclimate changes (Brockett *et al.*, 2012) and are inhibited by polyphenols (Hättenschwiler & Vitousek, 2000), which are released during the early stages of *Eucalyptus* litter decay (Bernhard-Reversat, 1999, Chapuis-Lardy *et al.*, 2002). The total amount of ^{15}N release from the forest floor decomposition ($\text{HR}+\text{O}_e+\text{O}_a$) after 2.3 years accounted for 41 % of the applied ^{15}N in harvest residues. This value tallied with the unrecovered ^{15}N detected in sugar maple litter 1 year after deposition in a North American hardwood forest (25 %, Fahey *et al.*, 2011), in litter needles after 1.5 years in a temperate conifer forest of the Sierra Nevadas, USA, (40 %, Bird *et al.*, 2008), in harvest residues after 2.5 years in a subtropical hoop pine forest in Australia (40 %, Blumfield *et al.*, 2004) and in beech litter after approximately 3 years in a French temperate forest (42-49 %, Zeller *et al.*, 2000).

4.2. Mechanisms of N transfer to soil

The deposition of large amounts of rapidly decomposable leaves led to the dissolution of N which was transferred from the O layer to the mineral soil, as indicated by increases of N concentrations and $\delta^{15}\text{N}$ in soil solution during the first wet season following the harvest. Nevertheless, the harvest residues were not the major source of dissolved N since N concentrations were higher at 15 and 50 cm soil depth than in the forest floor leachates, indicating that the mineral topsoil layer was an important source of N. The accumulation of dissolved N in the topsoil after harvesting most likely resulted from the cessation of N uptake by trees and understory plants after herbicide applications. Furthermore, the net increase of the microbial biomass after clear-cutting in the topsoil layer and the decrease in N stocks after the first rainy season suggested an increase of

the N mineralization in the mineral topsoil layer during this period, most likely contributing to the formation of dissolved N in this soil layer. A rough calculation based on the $\delta^{15}\text{N}$ values of the topsoil organic matter ($\delta^{15}\text{N}=6\text{ ‰}$) and of leaf residues ($\delta^{15}\text{N}=260\text{ ‰}$) confirmed that harvest residues contributed to only 25, 21 and 8 % of the nitrogen in solutions sampled beneath the forest floor, at 15 cm and 1 m soil depths during the first year, respectively. Therefore, a part of the N initially contained in harvest residues was rapidly transferred down to a depth of 1 m but N losses was unlikely to occur since N concentrations were very low at the depth of 4 m and $\delta^{15}\text{N}$ values largely decreased from the depth of 1 m.

The progressive accumulation and vertical transfer of ^{15}N in the first 15 cm of the mineral soil (Figure 7) sharply contrasted with the rapidity of dissolved N transfers. This feature highlighted the involvement of a second pathway of N transfer from the organic to the topsoil layer in this study. This finding was supported by the cessation of dissolved ^{15}N transfers during the second year while topsoil ^{15}N enrichment was still ongoing during this period.

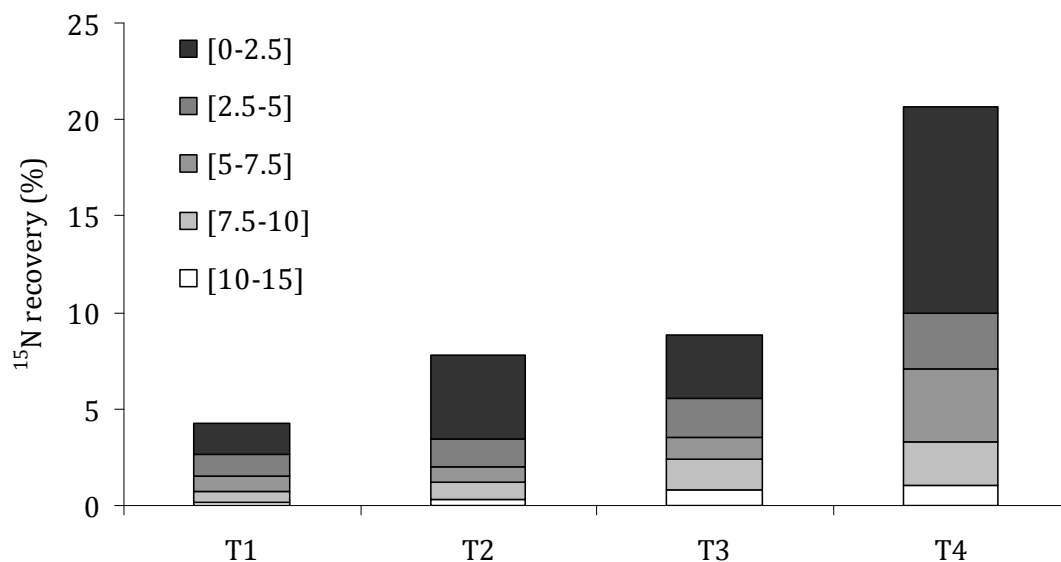


Figure 7 Recovery of ^{15}N from harvest residues within different topsoil layers during the experiment.

A fungus-growing termite, *Pseudacanthotermes militaris*, was observed at the onset of the second year after harvesting in the present study, but the soil macrofauna was most likely little involved in the transfer of ^{15}N from HRs to upper soil layers. Termites are likely to play an important role in the long-term fertility of tropical soils because of their strong impact on clay aggregates and SOM contents (Jouquet *et al.*, 2005). Although the accumulation of OM in termite nests lead to nutrient patches (Jouquet *et al.*, 2011), very low spatial variability in the amounts of ^{15}N was found between our six replicates on each sampling date (Table 3). Clear cutting is likely to reduce termite densities in Congolese *Eucalyptus* plantations through microclimate changes and substrate modifications (Mboukou-Kimbatsa & Bernhard-Reversat, 2001). A large contribution of other fauna species would also have led to spatial variability of ^{15}N in the upper soil layers much greater than that observed throughout our study period (Carrillo *et al.*, 2011).

The particularly low amounts of ^{15}N recovered in the microbial biomass on two sampling dates suggested that microbial communities might have played a minor role in the incorporation of HR-derived N into upper soil layers. Microbial communities usually play an important role in N cycling in forest soils, regulating the soil N retention capacity via immobilization (Bengtsson & Bergwall, 2000), transferring N between soil and litter (Frey *et al.*, 2003) and facilitating OM stabilization into mineral-organic associations (Sollins *et al.*, 2009). Large inputs of HRs increased the microbial biomass detected in the present study, as it was approximately twice as high seven months after HR deposition (in December 2009) as on the two following sampling dates. However, microbial N remained very low throughout the study period ($1\text{--}15\text{ mg N kg}^{-1}$) in comparison with values reported for temperate forests (*Eucalyptus globulus*, $35\text{--}120\text{ mg N kg}^{-1}$, Mendham *et al.*, 2002); mixed forests ($3\text{--}290\text{ mg N kg}^{-1}$, Wright and Coleman, 2000); *Fagus sylvatica* ($30\text{--}140\text{ mg N.kg}^{-1}$, Zeller *et al.*, 2000) and tropical *Eucalyptus* forests ($37\text{--}65\text{ mg N kg}^{-1}$, Behera and Sahani, 2003). Very low amounts of microbial N were also measured by Chen *et al.* (2005) in coastal sand dune forests in Taiwan ($4\text{--}20\text{ mg N kg}^{-1}$).

Because leaching of dissolved N and biological activity are unlikely to explain the large amounts of ^{15}N found with low spatial variability in the 0-15 cm soil layer, the dominant pathway of N transfer in the topsoil layer can only be the transport of particulate organic matter (POM) in percolating water. The strong positive correlation between rainfall

amounts and the increment of ^{15}N in the 2.5-15 cm soil layer suggests that percolating water might be involved in the transfer of ^{15}N to the upper soil layers. The 50-200 μm and 200-2000 μm fractions contribute 60 % and 30 % of soil particles, respectively, at our study site (D'Annunzio *et al.*, 2008a, Mareschal *et al.*, 2011), which corresponds to a mean pore diameter of approximately 200 μm (Lal & Shukla, 2004). A major role of POM transport associated with percolating water was supported by observed increases of the POM fraction within the upper soil layer for 20-year-old *Eucalyptus* stands afforested on savannah in Congo (D'Annunzio *et al.*, 2008a) and for southwestern Australian *Eucalyptus* plantations afforested on pasture land (Mendham *et al.*, 2004).

4.3. The role of harvest residues-derived N for SOM build-up and tree growth

The decomposition of HRs contributed little to N stocks in the 0-15 cm soil layer, amounting to 1.4, 3.5, 3.4 and 6.3 % of total N stocks, 0.5, 1, 1.5 and 2 years after planting, respectively (Table 4). Therefore, the increase of N stocks in the topsoil layer observed over the two first years after planting was rather imputable to aboveground or belowground litter from the previous rotation than to harvest residues. Assuming that the HR-derived N incorporated in the topsoil was stable over the study period, we found HR-derived N contributing only slightly to N stock variations of the topsoil layer (Figure 8).

Table 4 Contributions of nitrogen derived from the decomposition of harvest residues (N_{HR}) to the stocks of N in the topsoil layer at the sampling dates and in tree biomass two years after planting according to the ^{15}N recovery in these compartments. The standard errors for Ncontribution are indicated for 3 replicates in each plot ($n = 6$).

Compartment	Sampling date	^{15}N recovery (%)	N_{HR} (g N m^{-2})	N compartment (g N m^{-2})	N contribution (%)
Topsoil (0-15 cm)	T1	4.3	34.1	101.6	1.4 \pm 0.6
	T2	7.8		76.7	3.5 \pm 1.1
	T3	8.9		89.0	3.4 \pm 0.9
	T4	20.6		112.1	6.3 \pm 2.0
Tree biomass	T4	15.4		13.3	39.2 \pm 0.7

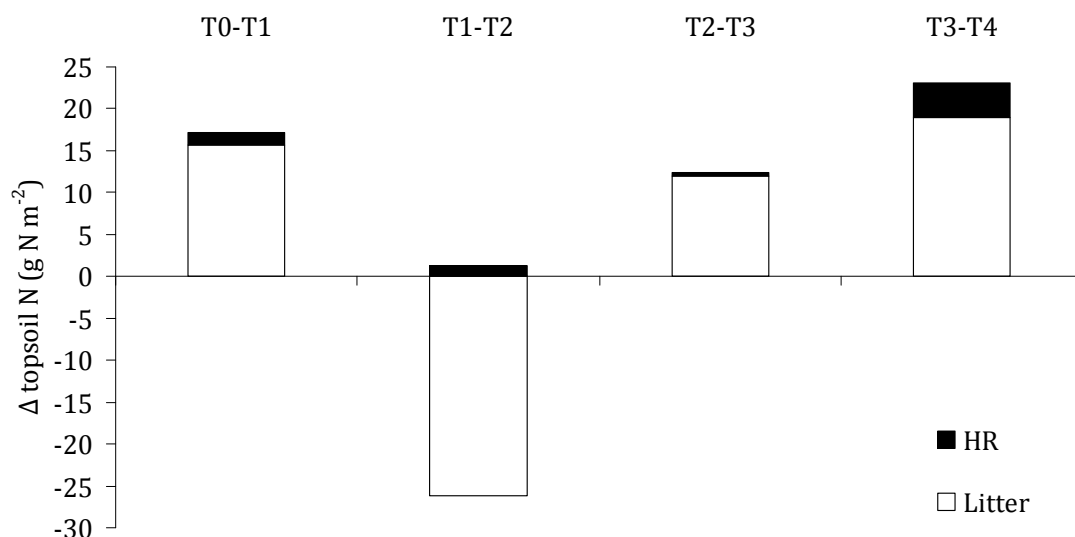


Figure 8 Contribution of harvest residues to the variations of topsoil N stocks (0-15 cm) between each sampling date.

The amount of ^{15}N within the forest floor compartment decreased progressively with time, but a large part of the lost ^{15}N was recovered within the tree biomass on the last sampling date. Recovery rates are usually lower in studies monitoring ^{15}N -labeled OM in forest soils like in northern hardwood forests (90 %, Fahey *et al.*, 2011), in beech forests (82-84 %, Zeller *et al.*, 2000), in an old coniferous forest (81-90 %, Bird *et al.*, 2008) and in a second-rotation hoop pine plantation in subtropical Australia (60-80 %, Blumfield *et al.*, 2004). In these studies, the unrecovered ^{15}N was assumed to be lost from the soil through deep drainage or plant uptake (when it was not quantified). Our high recovery rate indicated that the downward dissolved ^{15}N was uptake by trees before reaching the depth of 4 m. Very low nutrient losses due to deep drainage in *Eucalyptus* plantations established on deep tropical soils have been reported previously (Laclau *et al.*, 2010b). The growth strategy of *Eucalyptus* trees, combining rapid development of the tree crown, leading to high nutrient requirements (Laclau *et al.* 2003b), and rapid growth of fine roots in deep soil layers (Christina *et al.*, 2011, Jourdan *et al.*, 2008), made it possible to take advantage of the progressive release of N from the O layer and to avoid N losses by deep drainage. During the second year, the rapid development of a dense root mat in the O layer explained the sharp decrease in N concentrations and $\delta^{15}\text{N}$ in the O layer leachates. The unrecovered 5 % of HR ^{15}N were most likely remaining in the soil profile,

microbial biomass or in more distant trees not sampled here. Although our rough estimation of the ^{15}N contents within trees led to a non-negligible uncertainty for the final 95 % recovery rate, our results clearly show that almost all of the HR-derived N not found in the topsoil was accumulated in the trees two years after planting.

We estimated that harvest residues contributed to about 39 % of the tree N requirements over the two first years of *Eucalyptus* growth. This large contribution of HR-derived N to meeting tree N requirements might explain the strong tree response to organic residue manipulation observed in Congolese *Eucalyptus* plantations (Laclau *et al.*, 2010a, Nzila *et al.*, 2002, Versini *et al.*, 2012). Due to the close relationships detected between the nutrient contents within tree components at the end of the rotation and the initial nutrient contents in organic residues (Laclau *et al.*, 2010a) as well as between the cumulative C effluxes from OM mineralization and tree growth (Versini *et al.*, 2012), it has been suggested that the amounts of nutrients released during organic residue decomposition play a key role in the sustainability of these *Eucalyptus* plantations.

Our results explain how high biomass production can be sustained on very poor soils, despite large modifications of nutrient cycling following afforestation of native savannahs. The biological cycle played a major role in providing the N required for the growth of *Eucalyptus* trees, as has previously been reported in natural tropical forests (Sayer & Tanner, 2010, Tiessen *et al.*, 1994, Vitousek & Sanford, 1986, Wood *et al.*, 2009). Organic residue retention at harvesting and prevention of N losses via volatilization during fires are therefore crucial for the sustainability of these tropical plantation forests. Mixed-species plantations involving *Eucalyptus* and N-fixing species might be a promising option to balance the N budgets in N-poor tropical soils. Further studies employing ^{15}N labeling are necessary in tropical *Eucalyptus* plantations established on other soil types to assess whether i) the pathway of N transfer via POM suggested in our study is common in tropical regions and ii) the N transfer pathways from the forest floor to the mineral soil remain unchanged in mixed-species plantations involving N-fixing species.

Acknowledgements

We acknowledge CRDPI, the Republic of the Congo and EFC. We thank T. Matsoumbou, S. Ngoyi, A. Diamesso and A. Kinana from the CRDPI for performing field measurements,

186

and we thank Christian Hossan, Claude Brechet and Nicolas Angeli from the PTEF-pôle isotopie of the INRA of Nancy for IRMS analyses. We thank Alain Robert for termite identification.

References

- Behera N. and Sahani U., 2003. Soil microbial biomass and activity in response to *Eucalyptus* plantation and natural regeneration on tropical soil. *Forest Ecology and Management* **174**, 1-11.
- Bengtsson G. and Bergwall C., 2000. Fate of ^{15}N labelled nitrate and ammonium in a fertilized forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 545-557.
- Bernhard-Reversat F., 1999. Changes in relationships between initial litter quality and CO_2 release during early laboratory decomposition of tropical leaf litters. *European Journal of Soil Biology* **34**, 117-122.
- Bird J. A., Kleber M. and Torn M. S., 2008. ^{13}C and ^{15}N stabilization dynamics in soil organic matter fractions during needle and fine root decomposition. *Organic Geochemistry* **39**, 465-477.
- Blumfield T. J., Xu Z. H. and Saffigna P. G., 2004. Carbon and nitrogen dynamics under windrowed residues during the establishment phase of a second-rotation hoop pine plantation in subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* **200**, 279-291.
- Bouillet J.-P., Safou-Matondo R., Laclau J.-P., Nzila J. D. D., Ranger J. and Deleporte P., 2004. Pour une production durable des plantations d'Eucalyptus au Congo: la fertilisation. *Bois et forêts des tropiques* **279**, 23-35.
- Brockett B. F. T., Prescott C. E. and Grayston S. J., 2012. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry* **44**, 9-20.
- Carrillo Y., Ball B. A., Bradford M. A., Jordan C. F. and Molina M., 2011. Soil fauna alter the effects of litter composition on nitrogen cycling in a mineral soil. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 1440-1449.
- Chantigny M. H., 2003. Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. *Geoderma* **113**, 357-380.
- Chapuis-Lardy L., Contour-Ansel D. and Bernhard-Reversat F., 2002. High-performance liquid chromatography of water-soluble phenolics in leaf litter of three *Eucalyptus* hybrids (Congo). *Plant Science* **163**, 217-222.
- Chen C. R. and Xu Z. H., 2005. Soil carbon and nitrogen pools and microbial properties in a 6-year-old slash pine plantation of subtropical Australia: impacts of harvest residue management. *Forest Ecology and Management* **206**, 237-247.
- Chen T.-H., Chiu C.-Y. and Tian G., 2005. Seasonal dynamics of soil microbial biomass in coastal sand dune forest. *Pedobiologia* **49**, 645-653.
- Christina M., Laclau J.-P., Gonçalves J., Jourdan C., Nouvellon Y. and Bouillet J.-P., 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere* **2**, 1-10.
- D'annunzio R., Conche S., Landais D., Saint-André L., Joffre R. and Barthès B. G., 2008a. Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas

- and *Eucalyptus* plantations in Congo. *Forest Ecology and Management* **255**, 1050-1056.
- D'annunzio R., Zeller B., Nicolas M., Dhôte J.-F. and Saint-André L., 2008b. Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter: Combining quality theory and ¹⁵N labelling experiments. *Soil Biology and Biochemistry* **40**, 322-333.
- Fahey T., Yavitt J., Sherman R., Groffman P., Fisk M. and Maerz J., 2011. Transport of carbon and nitrogen between litter and soil organic matter in a northern hardwood forest. *Ecosystems* **14**, 326-340.
- FAO, 2010. Global Forest Resources Assessment 2010 - key findings. Rome.
- Feller C. and Beare M. H., 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* **79**, 69-116.
- Frey S. D., Six J. and Elliott E. T., 2003. Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil-litter interface. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 1001-1004.
- Guggenberger G. and Kaiser K., 2003. Dissolved organic matter in soil: challenging the paradigm of sorptive preservation. *Geoderma* **113**, 293-310.
- Hättenschwiler S. and Vitousek P. M., 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 238-243.
- Hatton P.-J., Kleber M., Zeller B., Moni C., Plante A. F., Townsend K., Gelhaye L. and Lajtha K., 2012. Transfer of litter-derived N to soil mineral-organic associations: Evidence from decadal ¹⁵N tracer experiments. *Organic Geochemistry* **42**, 1489-1501.
- Huang Z., Clinton P. W. and Davis M. R., 2011. Post-harvest residue management effects on recalcitrant carbon pools and plant biomarkers within the soil heavy fraction in *Pinus radiata* plantations. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 404-412.
- Iglesias-Trabado G. and Wilstermann D., 2008. *Eucalyptus universalis*. Global cultivated eucalypt forests map 2008. In: GIT Forestry Consulting's Eucalyptologies: information resources on Eucalyptus cultivation worldwide. http://git-forestry.com/download_git_eucalyptus_map.htm
- Jouquet P., Barré P., Lepage M. and Velde B., 2005. Impact of subterranean fungus-growing termites (Isoptera, Macrotermitiane) on chosen soil properties in a West African savanna. *Biology and Fertility of Soils* **41**, 365-370.
- Jouquet P., Traoré S., Choosai C., Hartmann C. and Bignell D., 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology* **47**, 215-222.
- Jourdan C., Silva E. V., Gonçalves J. L. M., Ranger J., Moreira R. M. and Laclau J. P., 2008. Fine root production and turnover in Brazilian *Eucalyptus* plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* **256**, 396-404.
- Kaiser K. and Guggenberger G., 2000. The role of DOM sorption to mineral surfaces in the preservation of organic matter in soils. *Organic Geochemistry* **31**, 711-725.
- Kalbitz K. and Kaiser K., 2008. Contribution of dissolved organic matter to carbon storage in forest mineral soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **171**, 52-60.
- Laclau J.-P., Levillain J., Deleporte P., Nzila J. D. D., Bouillet J.-P., Saint André L., Versini A. and Mareschal L., 2010a. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sandy tropical soil. *Forest Ecology and Management* **260**, 2148-2159.

- Laclau J.-P., Ranger J., De Moraes Gonçalves J. L., Maquère V., Krusche A. V., M'bou A. T., Nouvellon Y. and Saint-André L., 2010b. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations: Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management* **259**, 1771-1785.
- Laclau J.-P., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-André L., Marlet S. and Bouillet J.-P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management* **210**, 375-391.
- Laclau J.-P., Ranger J., Nzila J. D. D., Bouillet J.-P. and Deleporte P., 2003. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 2. Chemical composition of soil solutions. *Forest Ecology and Management* **180**, 527-544.
- Laclau J. P., Toutain F., Thongo M'bou A., Arnaud M., Joffre R. and Ranger J., 2004. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in congolese *Eucalyptus* plantations. *Annals of Botany* **93**, 249-261.
- Lal R., 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* **304**, 1623-1627.
- Lal R., Shukla M. K. (2004) Principles of Soil Physics, New-York, Taylor & Francis e-library.
- Levillain J., Thongo M'bou A., Deleporte P., Saint-Andre L. and Jourdan C., 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in *Eucalyptus* forest plantations? *Annals of Botany* **108**, 221-230.
- Lindahl B., Finlay R. and Olsson S., 2001. Simultaneous, bidirectional translocation of ^{32}P and ^{33}P between wood blocks connected by mycelial cords of *Hypholoma fasciculare*. *New Phytologist* **150**, 189-194.
- Mareschal L., Nzila J. D. D., Turpault M. P., Thongo M'bou A., Mazoumbou J. C., Bouillet J. P., Ranger J. and Laclau J. P., 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocenic deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma* **162**, 159-170.
- Mathers N. J., Mendham D. S., O'connell A. M., Grove T. S., Xu Z. and Saffigna P. G., 2003. How does residue management impact soil organic matter composition and quality under *Eucalyptus globulus* plantations in southwestern Australia? *Forest Ecology and Management* **179**, 253-267.
- Mboukou-Kimbatsa I. M. C. and Bernhard-Reversat F., 2001. Effect of exotic tree plantations on Invertebrate soil macrofauna. In: Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo Savanna. (ed Cifor) pp Page. Bogor.
- Mendham D. S., Heagney E. C., Corbeels M., O'connell A. M., Grove T. S. and Mcmurtrie R. E., 2004. Soil particulate organic matter effects on nitrogen availability after afforestation with *Eucalyptus globulus*. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 1067-1074.
- Mendham D. S., Sankaran K. V., O'connell A. M. and Grove T. S., 2002. *Eucalyptus globulus* harvest residue management effects on soil carbon and microbial biomass at 1 and 5 years after plantation establishment. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1903-1912.
- Nambiar E. K. S. and Kallio M. H., 2008. Increasing and sustaining productivity in subtropical and tropical plantation forests: making a difference through research

- partnership. In: Site Management and productivity in tropical plantation forests. proceedings of workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia. (ed (Ed.) Neke).
- Nzila J. D. D., Bouillet J.-P., Laclau J.-P. and Ranger J., 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in *Eucalyptus* plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* **171**, 209-221.
- Paquette A. and Messier C., 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**, 27-34.
- Rasse D. P., Mulder J., Moni C. and Chenu C., 2006. Carbon turnover kinetics with depth in a french loamy soil. *Soil Science Society of America Journal* **70**, 2097-2105.
- Saint-André L., M'bou A. T., Mabiala A., Mouvondy W., Jourdan C., Rouspard O., Deleporte P. and Hamel O., 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* **205**, 199-214.
- Sayer E. J. and Tanner E. V. J., 2010. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of Ecology* **98**, 1052-1062.
- Schimel J. P. and Hättenschwiler S., 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry* **39**, 1428-1436.
- Schwartz D., Foresta H., Mariotti A., Balesdent J., Massimba J. P. and Girardin C., 1996. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe: a pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia* **106**, 516-524.
- Sollins P., Kramer M., Swanston C., Lajtha K., Filley T., Aufdenkampe A., Wagai R. and Bowden R., 2009. Sequential density fractionation across soils of contrasting mineralogy: evidence for both microbial- and mineral-controlled soil organic matter stabilization. *Biogeochemistry* **96**, 209-231.
- Swanston C. W. and Myrold D. D., 1997. Incorporation of nitrogen from decomposing red alder leaves into plants and soil of a recent clearcut in oregon. *Canadian Journal of Soil Science* **27**, 1496-1502.
- Tiarks A. and Ranger J., 2008. Soils properties in tropical plantation forests: evaluation and effects of site management: a summary. In: Site management and productivity in tropical plantation forests: workshop proceedings, 22-26 November 2004 Piracicaba, Brazil, and 6-9 November, Bogor, Indonesia. (ed Nambiar Eks) pp Page., Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- Tiessen H., Cuevas E. and Chacon P., 1994. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. *Nature* **371**, 783-785.
- Tonneijck F. H. and Jongmans A. G., 2008. The influence of bioturbation on the vertical distribution of soil organic matter in volcanic ash soils: a case study in northern Ecuador. *European Journal of Soil Science* **59**, 1063-1075.
- Tonon G., Ciavatta C., Solimando D., Gioacchini P. and Tagliavini M., 2007. Fate of ^{15}N derived from soil decomposition of abscised leaves and pruning wood from apple (*Malus domestica*) trees. *Soil Science & Plant Nutrition* **53**, 78-85.
- Vance E. D., Brookes P. C. and Jenkinson D. S., 1987. Microbial biomass measurements in forest soils: The use of the chloroform fumigation-incubation method in strongly acid soils. *Soil Biology and Biochemistry* **19**, 697-702.
- Versini A., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Kinana A., Mareschal L., Zeller B., Ranger J. and Epron D., 2012. The manipulation of organic residues affects tree growth and

- heterotrophic CO_2 efflux in a tropical *Eucalyptus* plantation. *Forest Ecology and Management* **in press**.
- Vitousek P. M. and Sanford J., 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual review of Ecology, Evolution and Systematics* **17**, 137-167.
- Wallander H., Nilsson L. O., Hagerberg D. and Rosengren U., 2003. Direct estimates of C:N ratios of ectomycorrhizal mycelia collected from Norway spruce forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 997-999.
- Wood T. E., Lawrence D., Clark D. A. and Chazdon R. L., 2009. Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation. *Ecology* **90**, 109–121.
- Wright C. J. and Coleman D. C., 2000. Cross-site comparison of soil microbial biomass, soil nutrient status, and nematode trophic groups. *Pedobiologia* **44**, 2-23.
- Zech W., Senesi N., Guggenberger G., Kaiser K., Lehmann J., Miano T. M., Miltner A. and Schroth G., 1997. Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics. *Geoderma* **79**, 117-161.
- Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E., Martin F. and Bottner P., 2000. Decomposition of ^{15}N -labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* **123**, 550-559.

THE MANIPULATION OF ORGANIC RESIDUES AFFECTS TREE GROWTH AND
HETEROTROPHIC SOIL CO₂ EFFLUX IN A TROPICAL *EUCALYPTUS* PLANTATION

A. VERSINI^{a,b,c}, Y. NOUVELLON^{a,d}, J.-P. LACLAU^{a,e}, A. KINANA^b, L. MARESCHAL^{a,b}, B. ZELLER^c, J. RANGER^c & D. EPRON^{a,b,f,g}

^a CIRAD, UMR111, Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & Agro-écosystèmes, F34060 Montpellier, France ; ^b Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des Plantations Industrielles, BP 1291- Pointe Noire, Republic of Congo ; ^c INRA, UR1138, Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers, Champenoux, France ; ^d Universidade de São Paulo, Departamento de Ciências Atmosféricas, 05508-090 São Paulo, Brazil ; ^e Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia, 05508-900, São Paulo, Brazil ; ^f Université de Lorraine, UMR1137, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, Faculté des Sciences, F-54500 Vandoeuvre-les-Nancy, France ; ^g INRA, UMR1137, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, Centre de Nancy, F-54280 Champenoux, France

Accepted by Forest Ecology and Management and published in 2012 (Versini, A., Nouvellon, A., Laclau, J.-P., Kinana, A., Mareschal, L., Zeller, B., Ranger, J. & Epron, D. 2012. The manipulation of organic residues affects tree growth and heterotrophic soil CO₂ efflux in a tropical *Eucalyptus* plantation. *Forest Ecology and Management*, **in press**)

Abstract

Fast-growing plantations are increasingly being established on tropical soils, where fertility is largely supported by soil organic matter (SOM) and where different management options of harvest organic residues is thought to impact the long-term sustainability of these plantations. The objectives of this study were: (1) to quantify the effect of contrasting methods of organic residue management on tree growth and soil CO₂ effluxes in the first two years after planting and (2) to evaluate the impact of organic residue manipulations on the mineralization of soil organic matter over the length of the experiment. Three treatments were setup in 0.125 ha plots and replicated in three blocks at the harvesting of a Congolese *Eucalyptus* stand, resulting in an aboveground organic residue mass ranging from 0 to 6.3 kg m⁻². The mineralization of SOM was deduced in each treatment by partitioning sources of soil CO₂ effluxes using decomposition experiments and by upscaling specific root respiration. Soil CO₂ effluxes were greatly affected by seasons and organic residue manipulation, although there were no significant changes in topsoil water content and topsoil temperature over most of the study period. Aboveground organic residue was the first contributor to soil CO₂ efflux in the two treatments with a litter layer. Organic residue management did not significantly influence the mineralization of SOM in our study, probably due to the low quality of *Eucalyptus* litter, or to the hypothetical lack of dissolved organic carbon transfers from litter to soil. A strong relationship was found between cumulative heterotrophic CO₂ efflux and tree growth, supporting the hypothesis that the early growth of *Eucalyptus* trees in a sandy tropical soil is largely dependent on the nutrients released by the decomposition of organic residues.

Keywords

Tropical forest plantation, harvest organic residue, soil respiration, *Eucalyptus* growth, soil organic matter mineralization

1. Introduction

Forest plantations expanded at a rate of almost 5 million hectares per year from 2005 to 2010, mainly in tropical regions (FAO, 2010). A large share of these plantations consists of exotic species planted on highly weathered soils and managed in short rotations (FAO, 2006). The sustainability of such short-rotation plantations is of concern, since large amounts of nutrients contained in the boles are frequently exported off site at harvesting (Corbeels *et al.*, 2005; Nambiar, 2008). Soil organic matter (SOM) remains a major component of fertility as a support for cations and as a source of nutrients through mineralization (Feller and Beare, 1997; Lal, 2004). In plantation forests, the decomposition of organic residues (OR) left on site at the harvesting release large amounts of nutrients, which is likely to increase soil carbon pools through direct incorporation of C into the upper soil horizons (Mendham *et al.*, 2002; Paul *et al.*, 2003). Appropriate OR management is therefore crucial for the sustainability of these plantations (Jones *et al.*, 1999; Laclau *et al.*, 2010; Powers *et al.*, 2005).

OR manipulation has often been shown to have a large impact on soil CO₂ efflux through changes in soil water content, soil temperature and substrate availability (Sayer, 2006). It is expected to greatly influence soil CO₂ efflux in tropical climates because of high decomposition rates (Aerts, 1997; Couteaux *et al.*, 1995). The effect of OR management on SOM contents is more controversial (Johnson and Curtis, 2001). Whilst OR manipulations had no effect on SOM stocks in *Eucalyptus* plantations (Carneiro *et al.*, 2009; Mendham *et al.*, 2003) or in different forests for 26 American study sites (Powers *et al.*, 2005), OR removal led to a reduction in SOM stocks in *Pinus radiata* plantations (Huang *et al.*, 2011), and OR addition enhanced SOM stocks in a pine plantation of subtropical Australia (Chen and Xu, 2005) or in *Eucalyptus globulus* plantations in southwestern Australia (Mathers *et al.*, 2003). Such contrasting results may be attributed to the quantity and the quality of organic inputs from different forests, and the great influence of soil types and environmental conditions. Some *in situ* studies have shown that increasing the amount of OR at the surface of forest soils increases soil CO₂ effluxes from the mineral soil (Chemidlin Prévost-Bouré *et al.*, 2010; Crow *et al.*, 2009; Sulzman *et al.*, 2005), and laboratory studies have provided evidence that fresh organic carbon inputs may increase soil C mineralization via “priming effect” mechanisms

(Fontaine *et al.*, 2007; Kuzyakov *et al.*, 2000; Nottingham *et al.*, 2009). Priming was also demonstrated in tropical forests where litterfall was experimentally increased (Sayer *et al.* 2011).

The effect of OR management practices on tree growth and nutrient cycling was studied over a full rotation of fast-growing plantations in a common experimental design replicated in eight tropical countries (Nambiar, 2008). The highest tree response to manipulation was observed in *Eucalyptus* plantations established on Ferralic Arenosol soils in the Congo (Saint-André *et al.*, 2008). The mass of organic residue deposited on the soil surface at harvesting was an excellent predictor of the yield of the next rotation, suggesting that tree growth was highly dependent on the release of nutrients contained in the organic residue (Lacrau *et al.*, 2010).

We thus aimed to estimate the influence of OR management practices on the main components of soil CO₂ effluxes of a *Eucalyptus* plantation in the Congo. We put forward the hypothesis that i) contrasting amounts of organic residue deposited on the soil surface at harvesting largely influence soil CO₂ effluxes, ii) organic residue manipulation significantly modifies SOM mineralization, and iii) tree response to organic residue management is positively correlated to heterotrophic soil CO₂ effluxes that will reflect nutrient release from organic residues.

2. Material and methods

2.1 Study sites

The study site of Kondi is located on the coastal plains of the Congo (4° 34' S, 11° 54' E, 100 m above sea level). The climate is sub-equatorial with a rainy season from October to May and a dry season from June to September. Mean annual rainfall is about 1350 mm with high inter-annual variations, and the mean annual temperature is 25°C with limited seasonal variations of around 5°C. *Eucalyptus* plantations in this region have been established on Ferralic Arenosols (FAO classification), characterized by a uniform sandy texture down to more than ten metres, a moderately acidic soil pH, and very low amounts of exchangeable base cations and organic matter. The soil mineralogy is

dominated by quartz and to a lesser extent by kaolinite. Nutrient-bearing minerals are very scarce. A thorough description of the soil at the study site can be found in Mareschal *et al.* (2011).

The native herbaceous savannah was destroyed by glyphosate applications and afforested in 1992 with a natural *Eucalyptus* hybrid (PF1-41) planted at a stocking density of 532 trees per ha (Laclau *et al.*, 2003). This stand was harvested in 2001, the stumps were killed by glyphosate application, and the plot was replanted with clone 18-52 of the hybrid *E. urophylla* (ST Blake) x *E. grandis* (Hill ex Maid.) at a stocking density of 800 trees per ha (3.3 m x 3.7 m spacing). That stand was harvested in March 2009 and the same clone (18-52) was replanted in June 2009 at the same stocking density, after glyphosate application to kill the stumps and the understory.

2.2 Experimental design

A complete randomized design was set up in April 2009 with three blocks of three treatments (nine plots):

R (Removed): all aboveground organic residues were removed from the plot (litter from the previous rotation as well as harvest slash). The boundaries between the “organic” and “mineral” soil layers are easily recognizable at this site where soils are characterized by a mull humus, *i.e.* with a rapid rate of litter decomposition and the absence of a true humified soil layer (Oa horizon). Moreover, a dense root mat is located just between the mineral soil and the fragmented litter (Oe horizon), thus clearly materializing these boundaries (Laclau *et al.*, 2004).

SWH (Stem Wood Harvest): only debarked commercial-sized boles (top-end over-bark diameter exceeding 2 cm) were removed. This treatment left on the soil surface 2.1 kg m⁻² of litter from the previous rotation and 2.1 kg m⁻² of harvest slash.

DS (Double Slash): all the trees were logged as in the SWH treatment. Organic residues were uniformly distributed on the ground and the slash of the R plots was added. This treatment left on the soil surface 2.1 kg m⁻² of litter from the previous rotation and 4.3 kg m⁻² of slash.

Each plot covered an area of 1250 m² (100 trees) with an inner plot of 450 m² (36 trees) and two buffer rows. In each inner plot, nine PVC collars were installed at different

distances from nine trees to sample spatial variability related to the planting scheme (Epron *et al.*, 2012). The collars were located in the interrow at a distance of 0.42 m to 2.09 m from the nearest tree. We used PVC collars measuring 20 cm in diameter and 11.5 cm in height (6581-044, LiCor Inc., Lincoln, NE, USA). Soil collars were inserted down to a depth of 5 cm in the soil 15 days before the first measurements. This depth ensured collar stability and was considered sufficient to minimize potential underestimations of soil respiration due to lateral diffusion of CO₂ (Hutchinson and Livingston, 2001). Similar amounts of slash were added in all the collars of the same treatment, relatively to the values given above for each treatment.

2.3 Soil CO₂ efflux and soil water content

Soil CO₂ efflux (R_s) was measured every 14 days for each collar from January 2009 (3 months before harvesting the previous stand) to June 2011 (two years after planting). In all, 81 measurements were taken on each date (nine collars x three treatments x three blocks). We used a 20 cm respiration chamber (Li8100-103, LiCor Inc., Lincoln, NE, USA), in which the increase in CO₂ concentration was recorded at 1 s intervals for 2 min using an infrared gas analyser (Li8100). Volumetric soil water content within the 0–6 cm soil layer (W_s) was measured simultaneously with soil CO₂ effluxes at about 10 cm from the collars, using a Theta Probe (Type ML2X, Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Soil temperature (T_s) was also measured with a copper/constantan thermocouple penetration probe (Li8100–102 TC, LiCor Inc.) inserted in the soil to a depth of 10 cm. Cumulative soil CO₂ efflux was estimated for each treatment using linear interpolations of R_s between measurement dates.

2.4 Above- and belowground organic residue decomposition rates

Belowground biomass was sampled in March 2009, on twelve trees covering the distribution of basal areas, just before harvesting the stand. Fine root biomass (diameter < 2 mm) was quantified using a root auger (8 cm inner diameter) down to a depth of 3 m, at thirteen positions close to each sampled tree (twelve x thirteen samples). Medium-sized (2–10 mm in diameter) and coarse roots (diameter > 10 mm) were excavated in six trenches measuring 3.3 m x 3.7 m down to a depth of 2 m (Levillain *et al.*, 2011; Saint-André *et al.*, 2005). Decomposition rates for fine, medium-sized and coarse roots

measured in the same stand from April 2001 to April 2003 (Kazotti and Deleporte, unpublished data) were used to assess the contribution of root decomposition to total soil CO₂ effluxes using an exponential decay model. Meteorological conditions were similar for the two studies (cumulative rainfall over two years of 2350 mm in their study versus 2550 mm in our study).

The decomposition rate for the aboveground litter from the previous rotation was studied in a 175 m² area in the same stand, where slash had not been added and where litterfall was regularly removed. The previous rotation litter was collected in ten randomly-chosen quadrats with a 0.5 m² metallic square frame just before harvesting (March 2009) and at the end of the study period (June 2011). Living roots were removed carefully by hand from the litter layer. Samples were oven-dried at 65 °C to constant weight and weighed. Ash contents were determined after combustion of subsamples in a muffle furnace at 450 °C for 6 h, and used to correct the dry mass for mineral soil contamination.

The decomposition rate for slash was monitored over the first two years in the DS treatment of block 1 with 9 bags (internal dimensions 22 x 30 cm by 5 cm in height), using a 1 mm nylon mesh containing 285 g of dry matter. The mesh size was chosen to prevent the loss of matter from the bags during fragmentation. The amount of slash in the bags was similar to that deposited on the soil surface in the DS treatment and in the PVC collars (4.3 kg m⁻²). Small slits (length about 1.5 cm) were made at the top of the bags in order to avoid macrofauna exclusion resulting from the mesh size. The nine bags were recovered at the end of the study period, two years after planting. Sample preparation was similar to that indicated above for the litter of the previous rotation.

The contributions of each decomposing compartment (root, litter and slash) to soil CO₂ efflux at the end of the experiment were estimated by multiplying the initial mass of each component by their relative mass loss in the decomposition experimentations. The carbon contents of roots, litter and slash were not determined in this study and it was thus set at 0.5 kg C kg⁻¹ of dry matter in agreement with many other studies (Giardina and Ryan, 2002; Keith *et al.*, 1997). According to the negative exponential relationship

between initial C/N litter and microbial C use efficiency (*MCUE*) from 2600 litterbag samplings of twenty-one decomposition datasets spanning arctic to tropical ecosystems (Manzoni *et al.*, 2010), a single *MCUE* of 0.23 was assumed to estimate the C contribution of each decomposing compartment to soil CO₂ efflux (mean C/N of 70). Briefly, the carbon contribution of each compartment was calculated as:

$$R_x = A_{x0} \times (1 - RMR_x) \times (1 - MCUE) \times 0.5 \quad (1)$$

where R_x is the C contribution of compartment X to soil CO₂ efflux (kg m⁻²), A_{x0} the initial amount of dry matter of the compartment (kg m⁻²), RMR_x the relative mass of the compartment remaining at the end of the study period (kg kg⁻¹).

Tree leaves began to fall in the experiment from one year after planting onwards. Litterfall was collected every four weeks in four litter traps (0.72 x 0.72 m) in each plot, at various distances from four trees with the same basal area as the mean of the plot. Litterbags (1 mm mesh size) containing 10 g of leaf litter from the current rotation were installed on the forest floor in each plot (eight per plot x three treatments x three blocks = seventy-two litter bags) one year after planting. The methodology described above for bags containing slash was used for bags containing leaf litter. In each plot, two bags were sampled 3, 6, 9 and 12 months after installation (15, 18, 21 and 24 months after planting, respectively) in order to assess leaf litter decomposition rates and to estimate the contribution made by the decomposition of leaf litter from the current rotation to the heterotrophic respiration (R_H) in each treatment.

The contribution of root litter from the current rotation to soil CO₂ effluxes was estimated considering a fine root turnover of 1.8 y⁻¹ (Jourdan *et al.*, 2008). The contribution of medium-sized roots was not considered, assuming a lower turnover for this compartment (Joslin *et al.*, 2006).

2.5 Above- and belowground biomass accumulation

Tree height (H) and diameter at breast height (DBH) were measured six times from November 2009 to June 2011, and basal areas (m² ha⁻¹) were calculated on each date for each treatment. Belowground biomass was measured one and two years after planting on nine trees (1 tree of mean " $DBH^2 \times H$ " per treatment and per block), using the method

described above for root biomass estimations before harvesting the previous rotation. At each age, fine root biomass was quantified down to a depth of 3 m (thirteen auger samples at different distances from each selected tree) and medium-sized roots were excavated in three trenches down to a depth of 3 m in each treatment. Aboveground biomass was also measured destructively 12 and 24 months after planting on 8 trees per treatment covering the range of basal areas at each age.

Allometric equations were fitted between biomass and tree parameters ($H \times DBH^2$) using the NLP procedure of SAS software (Saint-André *et al.*, 2005). The objective was to find the best model for each compartment. For aboveground biomass of the first and the second year, the equations were fitted by treatment ("treatment model") or all together ("global model") and the best model was chosen using the Akaike Information Criterion. For fine and medium-sized root equations, global models including the two dates and the three treatments were chosen. These allometric relationships exhibited good R^2 values comprised between 0.77 and 0.96 respectively for aboveground biomass at one and two years and for fine and medium-sized root biomass over the study period.

2.6 Autotrophic respiration

Autotrophic respiration (R_A) of young *Eucalyptus* trees was estimated according to Nouvellon *et al.* (2008) using root biomass and specific root respiration rates measured in situ between April and June 2005 on excised fine roots and the intact medium-sized roots on trees of the same clone at the same study site (Marsden *et al.*, 2008):

$$R_A = [B_{fr}R_{fr30} + B_{mr}R_{mr30}]Q_{10}^{((T_s-30)/10)} \quad (2)$$

where R_A is the autotrophic respiration of the stand ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), B_{fr} and B_{mr} , the fine and medium-sized root biomass (g m^{-2}), R_{fr30} and R_{mr30} , the mean specific root respiration rates normalised at a reference temperature of 30 °C. R_{fr30} and R_{mr30} were respectively $10.32 \pm 2.54 \text{ nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ for fine roots ($n=95$) and $4.24 \pm 1.97 \text{ nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ for medium-sized roots ($n=12$; Marsden *et al.*, 2008). Equation (2) was applied on a daily time-step, using stand root biomass values (B_{fr} and B_{mr}) linearly interpolated between each stand inventory. Daily root respiration was corrected for daily changes in soil temperature using a Q_{10} value of 2.2 reported for *Eucalyptus* roots (Thongo M'Bou *et al.*,

2010). Daily soil temperature was computed using a linear regression between soil temperatures measured bi-weekly and air temperatures recorded simultaneously at a nearby weather station. R_A was then cumulated to estimate the annual contribution of the autotrophic component of soil CO₂ efflux.

2.7 Impact of organic residue management on SOM decomposition

The heterotrophic component of soil CO₂ efflux (R_H) was calculated deducting R_A from R_S in each treatment:

$$R_H = R_S - R_A \quad (3)$$

Soil CO₂ effluxes resulting from the mineralization of SOM (R_{SOM}) were calculated by subtracting the contribution of each compartment to the heterotrophic component of soil CO₂ efflux for each treatment:

$$R_{SOM} = R_H - R_{Rp} - R_{Lp} - R_{sl} - R_{Rc} - R_{Lc} \quad (4)$$

where R_{SOM} is the cumulative CO₂ efflux from the mineralization of SOM for each treatment, R_H is the cumulative heterotrophic soil CO₂ efflux estimated from Eq. (3) for each treatment, R_{Rp} , R_{Lp} , R_{sl} , R_{Rc} and R_{Lc} are the cumulative CO₂ efflux from the decomposition of previous rotation roots, previous rotation litter, slash, current rotation roots and current rotation leaf litter calculated from Eq. (1). In the R treatment, R_{Lp} and R_{sl} were null, R_{sl} was double in DS in comparison to the SWH treatment.

2.8. Statistical analysis

A one-way analysis of variance with repeated measures (RMANOVA) was used to check for differences in T_S and W_S among treatments. RMANOVA were performed on five periods: before harvesting in order to characterize the initial variability of these variables and for the first and the second year after planting, both for the dry and wet seasons. The limits between dry and rainy seasons were graphically determined from consistent rainfall events.

Two-way RMANOVAs were used to check the effect of treatments, blocks and interactions of these variables on R_S . These analyses were carried out separately on each period defined for W_S and T_S . The normality of the residues and homoscedasticity were

checked prior to performing ANOVAs using Shapiro and Bartlett tests, respectively. When significant differences among treatment levels were detected in a one-way RMANOVA, the Tukey test was used to compare treatment means. For the two-way RMANOVA, the Bonferroni multiple range test was used to compare treatment or block means.

Pearson correlation coefficients were computed between the T_s of each treatment and the air temperature measured at a nearby (200 m away) weather station and between soil CO₂ efflux and the amounts of organic matter on the forest floor at planting or during tree growth. All the data were processed using the SAS 9.2 software package (SAS Inc., Cary, NC, USA). The probability level used to determine significance was $P < 0.05$.

3. Results

3.1 Tree growth

Tree growth exhibited high seasonal variability (Figure 1). In the second year after planting, the basal area increment amounted to 0.04-0.09 m² ha⁻¹ month⁻¹ for the dry season and 0.33-0.51 m² ha⁻¹ month⁻¹ for the wet season, depending on the treatment. The manipulation of organic residues significantly influenced tree growth over the first two years after planting (Figure 1). Aboveground biomass was 38 and 33% lower in R than in SWH at age one and two years while DS values were only slightly but not significantly higher than those of SWH (Table 1). Belowground biomass was also significantly lower in R than in SWH and DS one and two years after planting (Table 1).

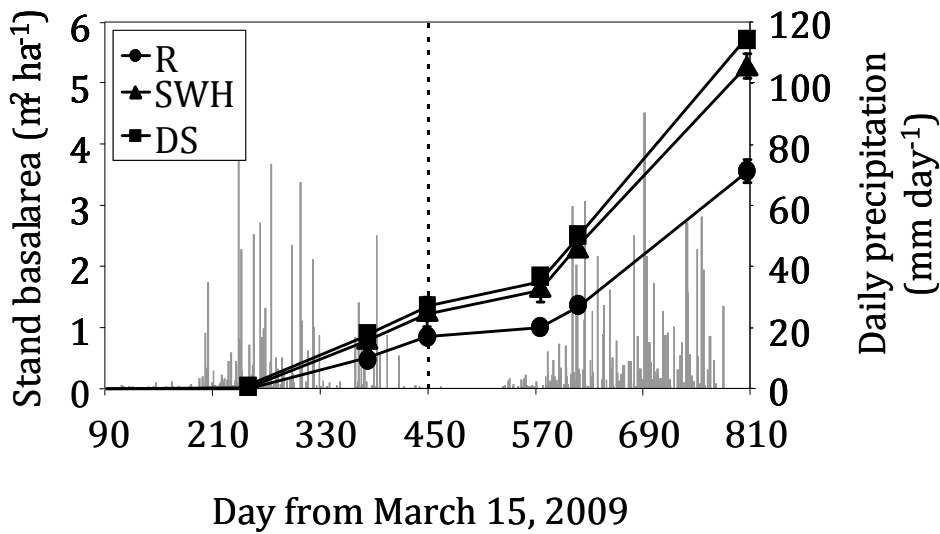


Figure 1 Time-course of daily precipitation (grey bars) and stand basal area in treatments R (all residues removed, circles), SWH (stemwood harvest, triangles) and DS (double slash, squares) over the first 2 years after planting (June 15, 2009).. The previous stand was harvested on March 15, 2009 (Day 0) and planted again 90 days after. The dotted black line indicates the date of the first year of the plantation. Standard errors between blocks ($n = 3$) are indicated by vertical bars.

Table 1 Aboveground and belowground biomasses (kg m^{-2}) in each treatment 1 and 2 years after planting. Treatments R (all residues removed), SWH (stemwood harvest) and DS (double slash) were studied. Different letters in the same line indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The uncertainties are standard errors between blocks ($n = 3$).

	Year 1			Year 2		
	R	SWH	DS	R	SWH	DS
Aboveground biomass	0.31 ± 0.02 a	0.50 ± 0.7 b	0.55 ± 0.03 b	1.12 ± 0.09 a	1.45 ± 0.08 b	1.65 ± 0.06 b
Fine roots (0-2 mm)	0.09 ± 0.00 a	0.10 ± 0.00 b	0.10 ± 0.00 b	0.16 ± 0.01 a	0.18 ± 0.00 b	0.19 ± 0.00 b
Medium-sized roots (2-10 mm)	0.03 ± 0.00 a	0.07 ± 0.01 b	0.07 ± 0.00 b	0.12 ± 0.00 a	0.13 ± 0.00 b	0.14 ± 0.00 b
Belowground biomass	0.12 ± 0.01 a	0.17 ± 0.02 b	0.17 ± 0.01 b	0.28 ± 0.02 a	0.31 ± 0.02 b	0.33 ± 0.02 b

3.2 Volumetric soil water content and temperature in the top soil

Over the six measurement dates before planting, W_s ranged from 10.8 to 16.0% and differences among plots where the treatments were established were not significant (Table 2). W_s in the topsoil exhibited strong seasonal variations, irrespective of the treatment (Figure 2). Organic residue removal significantly reduced the W_s value by about 12% on average in the first year after planting relative to the SWH treatment while slash addition had no effect on W_s (Table 2). In the second year after planting W_s was similar in the three treatments during the dry season and significantly higher in the R treatment than in the SWH and the DS treatments during the wet season (Table 2). Soil temperature (T_s) at a depth of 10 cm was not significantly different among treatments before and after planting (Table 2). T_s values showed similar seasonal trends to W_s with higher values during wet seasons than during dry seasons.

Table 2 Mean soil CO₂ efflux (R_s) values for each block and treatment, volumetric soil water content (W_s) and soil temperature (T_s) for each treatment before harvesting, and for the first and the second years after planting (for dry and wet seasons) Treatments R (all residues removed), SWH (stemwood harvest) and DS (double slash) were studied. Different letters in the same column indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The 4 measurement dates between treatment establishment and planting are included in the first year data set.

		Before exploitation		Year 1				Year 2			
				Dry season		Wet season		Dry season		Wet season	
R_s ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Block 1	5.6	a	1.7	a	3.8	a	2.2	a	4.9	a
	Block 2	5.8	a	2.2	b	4.5	b	2.4	a	5.2	a
	Block 3	5.9	a	2.0	ab	4.2	b	2.3	a	5.0	a
	R	5.8	ab	1.5	a	2.4	a	1.7	a	3.4	a
	SWH	6.0	b	2.1	b	4.3	b	2.5	b	5.4	b
	DS	5.5	a	2.2	b	5.8	c	2.7	b	6.4	c
W_s (%)	R	12.9	a	6.3	a	10.3	a	6.5	a	11.1	b
	SWH	13.0	a	7.6	b	11.0	b	6.4	a	10.0	a
	DS	12.7	a	7.7	b	11.0	b	6.5	a	10.2	a
T_s (°C)	R	27.4	a	25.5	a	27.3	a	23.9	a	26.6	a
	SWH	27.8	a	25.8	a	28.2	a	24.1	a	26.8	a
	DS	27.2	a	25.8	a	28.0	a	24.0	a	26.6	a

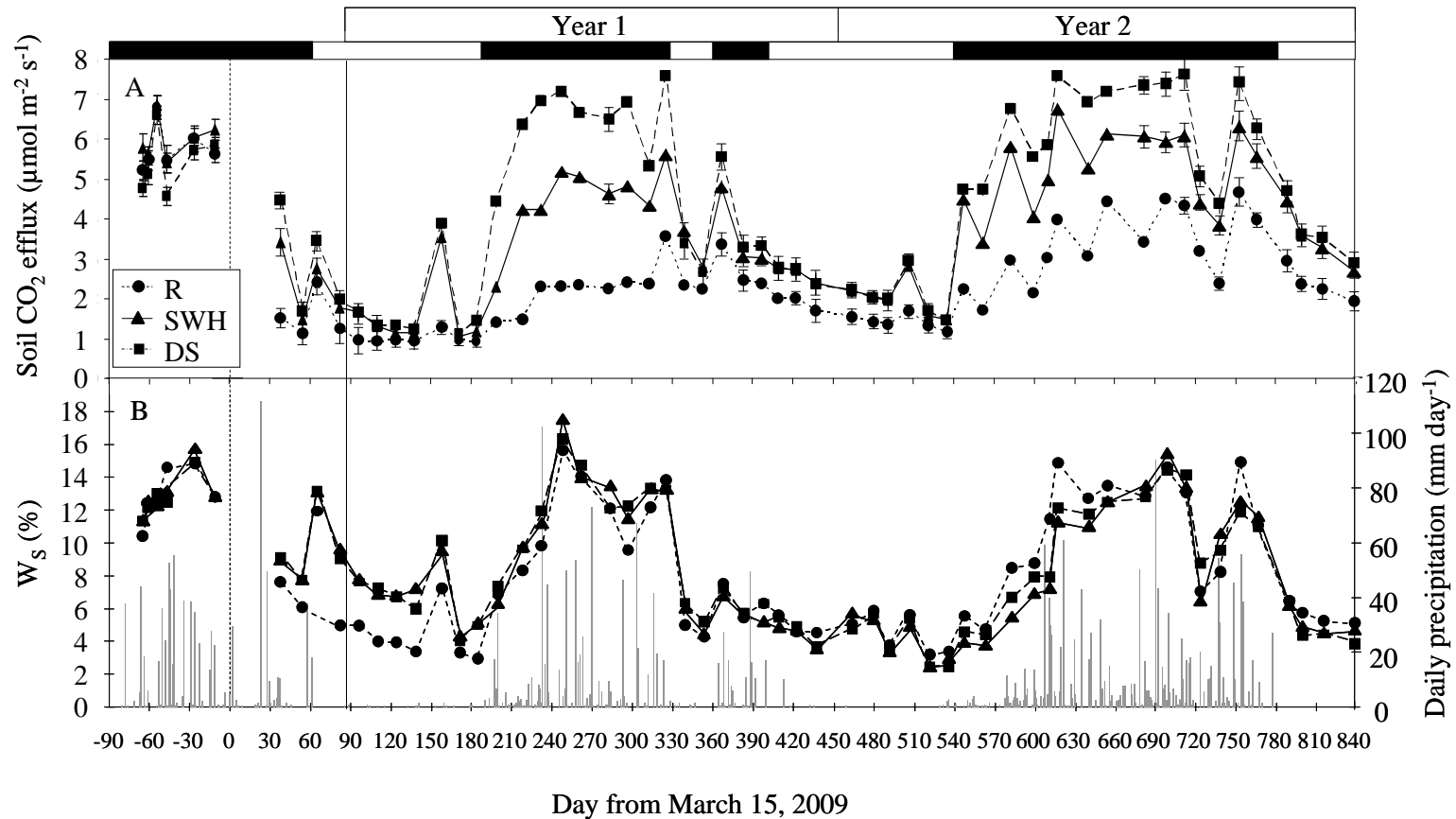


Figure 2 Time-courses of (A) total soil CO₂ efflux, (B) daily precipitation (grey bars) and mean volumetric soil water content (W_s) in the top 6 cm of soil, from harvesting on March 15, 2009. Treatments R (all residues removed, circles), SWH (stemwood harvest, triangles) and DS (double slash, squares) were studied. Dotted and full black lines indicate clearcutting and replanting dates, respectively. Years and seasons are shown at the top of the figures with black areas for the rainy seasons and white areas for the dry seasons. *Standard errors* between the collars of the 3 blocks are indicated on each date by vertical bars ($n = 27$).

3.3 Total soil CO₂ efflux

The differences in soil CO₂ efflux among plots were low before the establishment of the treatments. R_s was not significantly different between SWH and R plots, but was slightly lower in DS plots relative to SWH plots (Table 2).

During the dry seasons, R_s was not significantly different between the SWH and the DS treatments, while mean values were about 33% lower in the R treatment (Table 2). Sharp differences in R_s were observed among all the treatments during the wet seasons (Table 2). Seasonal variations in R_s were substantial, ranging from 1.6, 2.3 and 2.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on average for the two dry seasons, to 2.9, 4.9 and 6.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the two wet seasons in the R, SWH and DS plots respectively. An increase in R_s was observed from the first to the second year after planting but the magnitude was dependent on the seasons and treatments. R_s increased by 13, 15 and 17% between the two dry seasons and by 21, 17 and 13% between the two wet seasons, for the R, SWH and DS treatments, respectively (Table 2). R_s was slightly lower in block 1 than in block 2 and exhibited intermediate values in block 3, but differences among blocks were only significant in the first year after planting (Table 2).

3.4 Components of soil CO₂ efflux

Autotrophic respiration (R_A) was about three-fold higher in the second year after planting than in the first year, regardless of treatment (Table 3). On average over the two years, R_A released 0.33 ± 0.04 , 0.42 ± 0.07 and 0.43 ± 0.01 $\text{kg m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ of C in the R, SWH and DS treatments, respectively. Over the first two years after planting, R_A contributed to 36, 28 and 24% of total soil CO₂ effluxes in the R, SWH and DS treatments, respectively (Figure 3).

The amounts of C released by the decomposition of aboveground organic matter in the first two years were greatly influenced by the amount of slash left on the soil surface at harvesting (Table 4). Over the study period, the decomposition of roots from the previous rotation released 0.15 ± 0.07 , 0.13 ± 0.01 and 0.09 ± 0.00 kg m^{-2} of C for fine, medium-sized and coarse roots, respectively. The contributions of fine root litter from the current rotation were 0.12 ± 0.01 , 0.14 ± 0.01 and 0.15 ± 0.01 kg m^{-2} of C for the R, SWH and DS treatments, respectively.

Table 3 Cumulated soil carbon fluxes (kg m⁻²) for the first and the first two years after planting in treatments R (all residues Removed), SWH (StemWood Harvest) and DS (Double Slash). Mean values and *standard errors* are calculated from the 3 blocks.

	0-1 year			0-2 years		
	R	SWH	DS	R	SWH	DS
Autotrophic respiration R_A^*	0.17 ± 0.01	0.21 ± 0.02	0.21 ± 0.01	0.67 ± 0.04	0.84 ± 0.07	0.86 ± 0.01
Heterotrophic respiration R_H^{**}	0.63 ± 0.08	1.11 ± 0.05	1.44 ± 0.06	1.19 ± 0.12	2.14 ± 0.10	2.71 ± 0.06
Total soil CO ₂ effluxes R_S	0.80 ± 0.09	1.32 ± 0.07	1.65 ± 0.06	1.86 ± 0.14	2.98 ± 0.14	3.57 ± 0.06

* Calculated from equation (2)

** Calculated from equation (3)

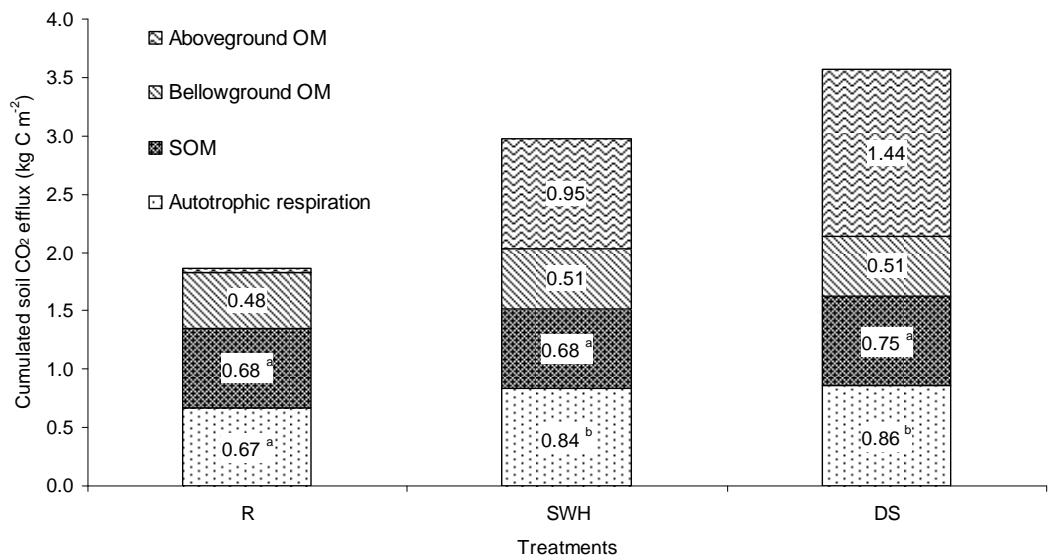


Figure 3 Cumulated contributions of aboveground OM (previous and current rotation litter + slash), belowground OM (decomposition of roots from the previous rotation and from the current rotation), soil organic matter and autotrophic respiration to total soil CO₂ efflux over the first 2 years after planting. Treatments R (all residues removed, circles), SWH (stemwood harvest, triangles) and DS (double slash, squares) were studied. Different letters in the same compartment indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

All together, the decomposition of roots amounted to 26, 17 and 14% of total soil CO₂ effluxes in the R, SWH and DS treatments, respectively (Figure 3). The aboveground litter of the previous rotation had lost 51 ± 12% of its initial dry mass two years after planting and contributed 14 and 12% to total soil CO₂ efflux in the SWH and DS treatments, respectively (Table 4). Slash had lost 59 ± 7% of its initial dry mass two years after treatment establishment and its contribution to total soil CO₂ effluxes was 16 and 27% in SWH and DS treatments, respectively. The decomposition rates for the leaf litter from the current rotation were not significantly different among the three treatments (data not shown). Cumulative litterfall during the current rotation amounted to 0.11, 0.13 and 0.13 kg m⁻² of C in the R, SWH and DS treatments, respectively. The amount of C released by the decomposition of that litter over the study period was estimated at 0.04, 0.05 and 0.05 kg m⁻² of C, in the R, SWH and DS treatments, respectively.

Table 4 Dry matter, relative mass remaining (RMR) and estimated carbon losses as CO₂ at the end of the study period for slash, previous rotation litter, current rotation litter aboveground and belowground 2 years after planting. Treatments R (all residues removed), SWH (stemwood harvest) and DS (double slash) were studied. Uncertainties were calculated from replications in each decomposition experiment for slash, litter and root decomposition and from block variability for leaf litter and fine root turnover.

	Dry matter (kg m ⁻²)			RMR (kg kg ⁻¹)			Carbon loss (kg m ⁻²)		
	R	SWH	DS	R	SWH	DS	R	SWH	DS
Slash		2.15	4.30		0.41 ± 0.07			0.49 ± 0.03*	0.98 ± 0.07*
Previous rot. litter		2.14			0.49 ± 0.12			0.42 ± 0.05 *	
Current rotation leaf litter				0.24 ± 0.04	0.26 ± 0.02	0.29 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.00
Total aboveground		4.29	6.44				0.04 ± 0.01	0.95 ± 0.09	1.45 ± 0.12
Coarse roots (>10 mm)		0.71			0.46 ± 0.20			0.15 ± 0.07 *	
Medium-sized roots (2-10 mm)		0.38			0.14 ± 0.06			0.13 ± 0.01 *	
Fine roots (<2 mm)		0.25			0.05 ± 0.03			0.09 ± 0.00 *	
Current rotation fine root litter							0.12 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.15 ± 0.01
Total belowground		1.33					0.48 ± 0.09	0.51 ± 0.09	0.51 ± 0.09

Together, the decomposition of all aboveground litter and slash contributed to 2, 32 and 41% of total soil CO₂ effluxes in R, SWH and DS, respectively, over the first two years after planting (Figure 3). SOM mineralization (R_{SOM}) calculated from Eq. (4) over the same period released 0.30 ± 0.09 , 0.30 ± 0.08 and 0.33 ± 0.05 kg m⁻² y⁻¹ of C in the R, SWH and DS treatments respectively. The differences among treatments were not significant. R_{SOM} contributed to 36, 23 and 21% of total soil CO₂ effluxes in R, SWH and DS, respectively (Figure 3).

3.5 Relationship between soil CO₂ effluxes and tree growth

The amount of organic residue left on the mineral soil at planting (aboveground litter + slash from the previous rotation) and R_S or R_H showed strong positive linear relationships ($R > 0.95$, $P < 0.001$, $n = 9$, Figure 4).

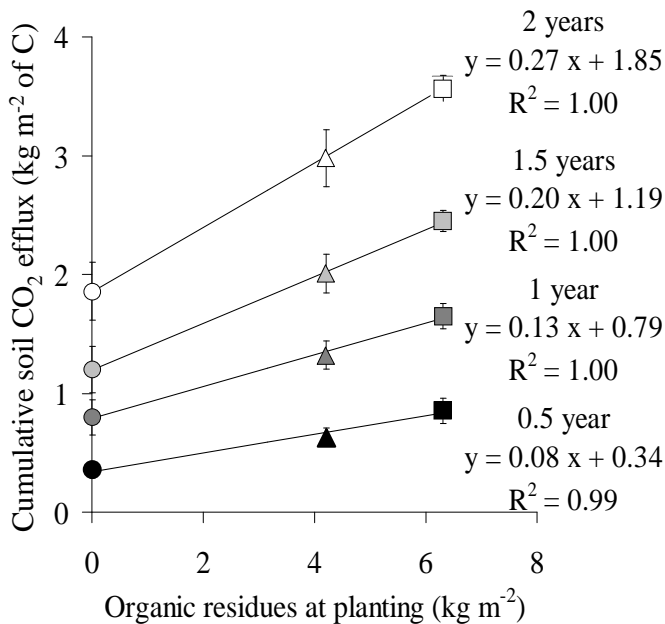


Figure 4 Relationships between amounts of aboveground organic residues (previous rotation litter + slash) at planting and cumulated soil CO₂ efflux (R_S) at 0.5, 1, 1.5 and 2 years in treatments R (all residues removed, circles), SWH (stemwood harvest, triangles) and DS (double slash, squares). Linear regressions are shown for each treatment.

Over the two first years after the treatments were established, R_S was also highly correlated to the aboveground biomass for the nine plots of the experiment ($R = 0.97$, $P < 0.001$, $n = 9$). Annual aboveground biomass increments were also highly correlated to R_H in the nine plots (Figure 5). The linear regression slopes between cumulative annual R_H (dependent variable) and annual aboveground biomass increments (independent

variable) remained similar at one and two years of age. Nevertheless, the annual biomass increment was about twice as high in the second year as in the first year after planting despite very similar annual heterotrophic CO₂ effluxes between years. The amount of C released from the mineral soil (R_{SOM}) over the first two years after harvesting in the nine plots was not significantly correlated with the aboveground biomass ($R = 0.38, P = 0.32, n = 9$, data not shown).

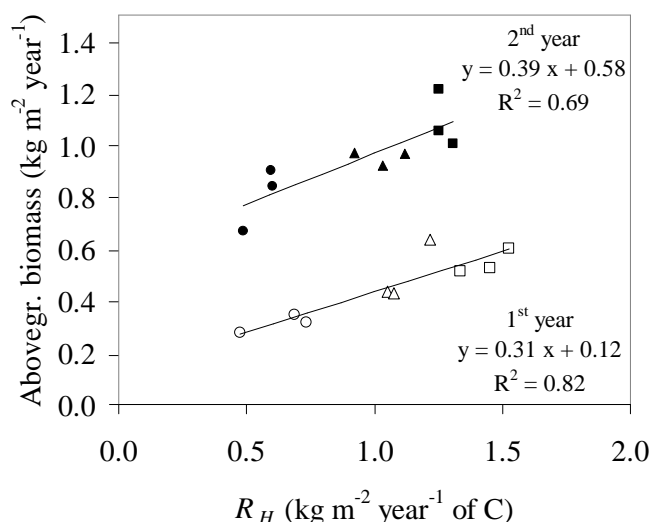


Figure 5 Relationships between annual aboveground biomass increment in each plot and annual cumulative heterotrophic CO₂ effluxes (R_H) estimated by our partitioning method at 1 year (white symbols) and 2 years (black symbols) after planting in treatments R (all residues removed, circles), SWH (stemwood harvest, triangles) and DS (double slash, squares). Linear regressions are shown for each treatment.

4. Discussion

4.1 Effects of organic residue manipulation on soil CO₂ effluxes

Annual soil CO₂ effluxes (0.82, 1.32 and 1.59 kg m⁻² yr⁻¹ of C in the R, SWH and DS treatments, respectively) lie within the range of values for tropical moist forests (0.89–1.45 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Raich and Schlesinger, 1992). Annual soil CO₂ effluxes for the commercial SWH treatment were similar to those of a three-year-old *Eucalyptus* stand in its third rotation (1.25–1.30 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Epron *et al.*, 2004) and tallied with several Brazilian studies in *Eucalyptus* plantations (1.05–1.61 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Campoe *et al.*, 2012; 1.16–1.38 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Epron *et al.*, 2012; 1.13 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Nouvellon *et al.*, 2012b; 0.67–1.34 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Ryan *et al.*, 2010). Annual soil CO₂ efflux in the R treatment was close to values reported for first afforestation with *Eucalyptus* without an organic layer (0.66–0.71 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Keith *et al.*, 1997; 0.66 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Nouvellon

et al., 2008; 0.58 kg m⁻² yr⁻¹ of C, Nouvellon *et al.*, 2012a). The manipulation of organic residue had a strong effect on annual soil CO₂ effluxes, since the values were two-fold higher in the DS treatment than in the R treatment. Forest floor removal reduced soil CO₂ effluxes by 38% in our study, which was more than the 20% decrease in an old-growth moist lowland tropical forest of Panama (Sayer *et al.*, 2007) and the 28% drop recorded in an Amazonian regrowth forest (Vasconcelos *et al.*, 2004).

Soil CO₂ effluxes were strongly affected by seasons and the effect of organic residue manipulation on R_s was mostly observed during the wet seasons as a result of W_s control over soil CO₂ efflux in these tropical plantations (Epron *et al.*, 2004; Marsden *et al.*, 2008; Nouvellon *et al.*, 2012a). During the first dry season, W_s was lower in the topsoil of the R treatment where litter removal probably increased soil desiccation due to evaporation (Sayer, 2006). These differences in W_s among treatments may also account for the lower soil CO₂ efflux observed during this period in the R treatment than in the other treatments. However, differences in W_s among treatments disappeared after several months when the interception of solar radiation by the tree crowns reduced evaporation at the soil surface and tree growth increased root water uptake. A low buffering effect of litter still remained with faster rises in W_s after rainfall events and faster decreases during dry periods in the R treatment than in the other treatments. Additional input of slash did not influence W_s in the DS treatment compared to SWH treatment, as observed in a temperate deciduous forest (Chemidlin Prévost-Bouré *et al.*, 2010) or in an old-growth moist lowland tropical forest of Panama (Sayer *et al.*, 2007). The R_s differences among treatments probably mainly resulted from the change in substrate availability since T_s and W_s were not significantly modified among treatments over most of the study period.

4.2 Effect of OR manipulation on SOM mineralization through soil CO₂ efflux partitioning

Autotrophic respiration (R_A) was estimated in order to deduce heterotrophic respiration from total soil CO₂ effluxes. Our estimation of R_A was derived from specific root respiration rates measured at the same site (Marsden *et al.*, 2008), and up-scaled to the plot from root biomass data. The uncertainty involved in this technique is mainly due to the temperature sensitivity of root respiration and disturbance of the root soil interface, especially for the fine root biomass, which contributed up to 80% to R_A in our study. The

seasonal variations in soil temperature did not exceed 6°C at a depth of 10 cm and R_A was corrected using soil temperature extrapolated from air temperature. Root biomass estimations (fine + medium-sized roots: 0-10 mm in diameter) fell within the 95% confidence interval of predicted root biomass values from inventories using the allometric equations calibrated by Saint-André *et al.* (2005) for a slightly less productive clone (1-41) in the same area on 18 trees aged from 11 to 135 months.

Quantifications of R_A in young tropical plantations are scarce but Nouvellon *et al.* (2008) estimated very similar values the first year after planting in a *Eucalyptus* stand on a native savannah in the Congo (0.16-0.20 kg m⁻² yr⁻¹ versus 0.17-0.21 kg m⁻² yr⁻¹ of C for the first year in our study). Over the first two years after planting, our results (0.33-0.43 kg m⁻² yr⁻¹ of C) were also consistent with the values estimated for the youngest *Eucalyptus* stands of a chronosequence in the Congo (0.29 kg m⁻² yr⁻¹ of C; Nouvellon *et al.*, 2012a). However, at these early growth stages, and because of the large contribution made by the forest floor, the R_A to R_S ratio remained low for the SWH and DS treatments (28 and 24% over the first two years after planting, respectively) compared to the R treatment (36%). The latter value is in agreement with the contribution of R_A to R_S that was estimated at 31% in an adjacent six-month-old plantation (Epron *et al.*, 2009), at 39% in another one-year-old plantation (Nouvellon *et al.*, 2008), at 48% in a nearby three-year-old *Eucalyptus* stand (Marsden *et al.*, 2008) and at 59% in a nine-year-old stand (Epron *et al.*, 2006).

The partitioning of soil CO₂ effluxes in our study showed that forest floor decomposition (litter + slash) was the main contributor to total soil CO₂ effluxes in the SWH and DS treatments (32 and 41%, respectively). These values are comparable to those found in a subtropical native forest and fir plantations in China (27-29%; Yang *et al.*, 2007), a subtropical coniferous plantation in southern China (33%; Wang *et al.*, 2009), a tropical cloud forest of the Peruvian Andes (37%; Zimmermann *et al.*, 2009) and an Amazonian rainforest (37%; Chambers *et al.*, 2004).

Organic residue management did not significantly influence the mineralization of SOM in our study (0.30 ± 0.09 , 0.30 ± 0.08 and 0.33 ± 0.05 kg m⁻² yr⁻¹ of C for the R, SWH and DS treatments, respectively) although many studies manipulating litter, mainly in

temperate forests, have reported 10 to 30% increases in SOM mineralization (Chemidlin Prévost-Bouré *et al.*, 2010; Crow *et al.*, 2009; Sayer *et al.*, 2011; Subke *et al.*, 2006; Sulzman *et al.*, 2005). Our result suggested that the management of organic matter have limited impact on SOM mineralization but the absence of priming can not fully be claimed since our calculation of SOM mineralization was prone to large uncertainties resulting from the partitioning approach and from the low number of replicates. The limited impact of management practices on the decomposition of SOM tallied with a lack of soil tillage effect on soil CO₂ effluxes observed in a nearby Congolese sandy soil (Nouvellon *et al.*, 2008). Nutrient-poor soils have nevertheless been considered more sensitive to priming effects than nutrient-rich soils (Fontaine *et al.*, 2003; Hamer and Marschner, 2005; Kuzyakov *et al.*, 2000). Isotopic studies close to the study site showed that SOM was mainly derived from an ancient forest (8000 BP) and was composed of old and stable organic matter with a mean residence time of several millennia (Schwartz *et al.*, 1992; Schwartz and Namri, 2002). However, only 5% of this SOM at our study site was chemically recalcitrant (Poirier *et al.*, 2002) and the stability of subsoil OM certainly resulted from the unavailability of substrates for microbial activity (Hamer and Marschner, 2005). Carbon inputs along the soil profile might thus stimulate the mineralization of ancient buried carbon (Fontaine *et al.*, 2007). The poor quality of *Eucalyptus* litter might be involved in the lack of any significant priming effect, even though it has been shown that additions of recalcitrant C can also result in priming, especially when SOM is already recalcitrant (Rasmussen *et al.*, 2008). More accurate quantification of SOM decomposition in laboratory experiments involving isotopic tools to discriminate SOM and added substrate would be necessary to study SOM priming effects in our nutrient-poor tropical soil.

One major source of uncertainty in our computations of respiration related to the decomposition of organic residue came from the assumption that 23% of carbon was not lost as CO₂ during the decomposition process (i.e. MCUE). The chosen value was in the range estimated by Ågren *et al.* (2001) for various forest ecosystems (0.18-0.26) or Ngao *et al.* (2005) for leaf decomposition in a temperate beech stand (0.20). The MCUE includes microbial assimilation, DOC and particulate OM transferred from the floor

organic layer to the mineral soil. On this biannual time scale, some of the C transferred to soil might however be lost as CO₂ and contribute to R_{SOM} .

4.3 Consequences of OR management for the sustainability of Eucalyptus plantations

Organic residue management is likely to play a major role in plantation productivity as shown in this study by the differences in tree growth among treatments. The large differences observed among treatments are unlikely to have resulted from a large enhancement of N availability due to a priming effect on SOM, or to changes in the soil microclimate, as discussed above. Tree growth was largely related to the heterotrophic efflux at one and two years after planting, which suggested a strong dependence on the amounts of nutrients released through the decomposition of organic residues. Our study, based on C fluxes, reinforces the results of Laclau *et al.* (2010a) who found a concordance between nutrient stocks contained in organic residues at planting and in stand biomass at the end of the rotation. The higher biomass increment in the second year after planting than in the first year, despite similar amounts of OM being mineralized, might be explained by the improvement of nutrient foraging with larger root biomass the second year, the rise in production of nutrient-poor tissues (in particular wood) in the second year after planting (Laclau *et al.*, 2000) and large retranslocations of nutrients taken up from the soil in the first year of growth (Laclau *et al.*, 2001; Laclau *et al.*, 2010b). The biological cycle of nutrients is very conservative in Congolese *Eucalyptus* plantations (Laclau *et al.*, 2003) and the amounts of nutrients accumulated in tree biomass at early growth stages are decisive throughout the whole rotation (Du Toit *et al.*, 2010; Laclau *et al.*, 2010; Mendham *et al.*, 2003).

Soil organic matter is a major component of the fertility of tropical soils (Feller and Beare, 1997) and the sustainability of tropical forest plantations is strongly dependent on SOM stocks (Zech *et al.* 1997). It has been shown in the Congo that afforestation with *Eucalyptus* trees on native savannahs leads to a slight decrease in soil carbon stocks one year after planting (Nouvellon *et al.*, 2008) resulting from the loss of labile savannah-derived carbon which is counterbalanced by accretion of *Eucalyptus*-derived soil carbon throughout the first rotation (Epron *et al.*, 2009). Removal of floor organic matter led to C depletion in the mineral soil amounting to about 0.52 kg m⁻² yr⁻¹ of C over the two

years after planting, and accounted for about 19% of the total soil C stock within the 0-1 m soil layer (soil C stocks were measured at the same site by Mareschal *et al.*, 2011). In the SWH and DS treatments, C depletions in the mineral soil were lower (about 0.24 and 0.16 kg m⁻² yr⁻¹ of C, respectively) as a result of C incorporation from organic residues (based on the hypothesis of a MCUE of 0.23). However, the total soil C balance remained positive for the SWH and DS treatments over the first two years after planting with additional C amounting to 0.69 and 1.19 kg m⁻² of C, respectively, as a consequence of large amounts of C in litter and slash (above- and belowground) from the previous rotation still remaining two years after planting. All the organic residues will be decomposed in the third year after planting and about 0.27 kg m⁻² yr⁻¹ of C for SWH and 0.37 kg m⁻² yr⁻¹ of C for DS will thus be transferred into the SOM compartment, counterbalancing the reduction in soil C estimated two years after planting. These results are consistent with a previous experiment in the Congo which showed that contrasting amounts of organic residues left on the soil surface at harvesting do not modify C stocks in the mineral soil at the end of the following rotation (Laclau *et al.*, 2010a).

5. Conclusion

The management of organic harvest residues plays a crucial role to ensure the sustainability of these poor tropical soils. The short-term productivity of *Eucalyptus* stands with low fertilizer addition is largely dependent on the nutrients released throughout the decomposition of harvest residues as shown by the strong relationship between cumulative heterotrophic CO₂ efflux and tree growth. Furthermore, harvest residues addition has probably limited interaction with old SOM but contributes to maintain soil organic matter stocks through successive rotations, ensuring the long-term productivity of these plantations. Therefore, the retention of organic residues at harvest should be optimized, wild fires must be prevented, slash burning must be prohibited and organic amendment might be recommended.

Acknowledgements

We acknowledge CRDPI, the Republic of Congo and EFC. We thank J.C. Mazoumbou, T. Matsoumbou, S. Ngoyi and A. Diamesso for field measurements. We thank Peter Biggins for the revision of the English.

References

- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**, 439-449.
- Ågren G., Bosatta E. and Magill A., 2001. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia* **128**, 94-98.
- Carneiro M., Serrão V., Fabião A., Madeira M., Balsemão I. and Hilário L., 2009. Does harvest residue management influence biomass and nutrient accumulation in understory vegetation of *Eucalyptus globulus* Labill. plantations in a Mediterranean environment? *Forest Ecology and Management* **257**, 527-535.
- Chambers J.Q., Tribuzy E.S., Toledo L.C., Crispim B.F., Higuchi N., Dos Santos J., Araujo A., Kruijt B., Nobre A.D. and Trumbore S.E., 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon efficiency. *Ecology Applied* **14**, 72-88.
- Chemidlin Prévost-Bouré N., Soudani K., Damesin C., Berveiller D., Lata J.-C. and Dufrêne E., 2010. Increase in aboveground fresh litter quantity over-stimulates soil respiration in a temperate deciduous forest. *Applied Soil Ecology* **46**, 26-34.
- Chen C.R. and Xu Z.H., 2005. Soil carbon and nitrogen pools and microbial properties in a 6-year-old slash pine plantation of subtropical Australia: impacts of harvest residue management. *Forest Ecology and Management* **206**, 237-247.
- Campoe O.C., Stape J.L., Laclau J.P., Marsden C. and Nouvellon Y., 2012. Stand-level patterns of carbon fluxes and partitioning in a *Eucalyptus grandis* plantation across a gradient of productivity, in São Paulo State, Brazil. *Tree Physiology* **32**, 696-706.
- Corbeels M., McMurtrie R.E., Pepper D.A., Mendham D.S., Grove T.S. and O'Connell A.M., 2005. Long-term changes in productivity of eucalypt plantations under different harvest residue and nitrogen management practices: a modelling analysis. *Forest Ecology and Management* **217**, 1-18.
- Couteaux M., Bottner P. and Berg B., 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 63-66.
- Crow S.E., Lajtha K., Bowden R.D., Yano Y., Brant J.B., Caldwell B.A. and Sulzman E.W., 2009. Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management* **258**, 2224-2232.
- Du Toit B., Smith C.W., Little K.M., Boreham G. and Pallett R.N., 2010. Intensive, site-specific silviculture: manipulating resource availability at establishment for improved stand productivity. A review of South African research. *Forest Ecology and Management* **259**, 1836-1845.
- Epron D., Laclau J.-P., Almeida J.C.R., Gonçalves J., Ponton S., Sette C.R., Delgado-Rojas J.S., Bouillet J.-P. and Nouvellon Y., 2012. Do changes in carbon allocation account for

- the growth response to potassium and sodium applications in tropical *Eucalyptus* plantations? *Tree Physiology* **31**, 1-13.
- Epron D., Marsden C., Thongo-M'Bou A., Saint-André L., D'Annunzio R. and Nouvellon Y., 2009. Soil carbon dynamics following afforestation of a tropical savannah with *Eucalyptus* in Congo. *Plant Soil* **323**, 309-322.
- Epron D., Nouvellon Y., Deleporte P., Ifo S., Kazotti G., Thongo-M'Bou A., Mouvondy W., Saint-André L., Rounsard, O., Jourdan, C. and Hamel, O., 2006. Soil carbon balance in a clonal *Eucalyptus* plantation in Congo: effects of logging on carbon inputs and soil CO₂ efflux. *Global Change Biology* **12**, 1021-1031.
- Epron D., Nouvellon Y., Rounsard O., Mouvondy W., Mabilia A., Saint-André L., Joffre R., Jourdan C., Bonnefond J.-M., Berbigier P. and Hamel O., 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a *Eucalyptus* plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* **202**, 149-160.
- FAO, 2006. Global planted forests thematic study. Results and analysis. Planted forests and trees. Working Paper FP38E, Rome, pp. 178.
- FAO, 2010. Global forest resources assessment 2010. Main report. FAO Forestry Paper 163, Rome, pp. 378.
- Feller C. and Beare M.H., 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* **79**, 69-116.
- Fontaine S., Barot S., Barre P., Bdioui N., Mary B. and Rumpel C., 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* **450**, 277-280.
- Fontaine S., Mariotti A. and Abbadie L., 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 837-843.
- Giardina C.P. and Ryan M.G., 2002. Total belowground carbon allocation in a fast-growing *Eucalyptus* plantation estimated using a carbon balance approach. *Ecosystems* **5**, 487-499.
- Hamer U. and Marschner B., 2005. Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 445-454.
- Huang Z., Clinton P.W. and Davis M.R., 2011. Post-harvest residue management effects on recalcitrant carbon pools and plant biomarkers within the soil heavy fraction in *Pinus radiata* plantations. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 404-412.
- Hutchinson G.L. and Livingston G.P., 2001. Vents and seals in non-steady-state chambers used for measuring gas exchange between soil and the atmosphere. *European Journal of Soil Science* **52**, 675-682.
- Johnson D.W. and Curtis P.S., 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management* **140**, 227-238.
- Jones H.E., Madeira M., Herraiz L., Dighton J., Fabião A., González-Rio F., Fernandez Marcos M., Gomez C., Tomé M., Feith H., Magalhães M.C. and Howson G., 1999. The effect of organic matter management on the productivity of *Eucalyptus globulus* stands in Spain and Portugal: tree growth and harvest residue decomposition in relation to site and treatment. *Forest Ecology and Management* **122**, 73-86.
- Joslin J.D., Gaudinski J.B., Torn M.S., Riley W.J. and Hanson P.J., 2006. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. *New Phytologist* **172**, 523-535.

- Jourdan C., Silva E.V., Gonçalves J.L.M., Ranger J., Moreira R.M. and Laclau J.P., 2008. Fine root production and turnover in Brazilian *Eucalyptus* plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* **256**, 396-404.
- Keith H., Raison R.J. and Jacobsen K.L., 1997. Allocation of carbon in a mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability. *Plant Soil* **196**, 81-99.
- Kuzyakov Y., Friedel J.K. and Stahr K., 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 1485-1498.
- Laclau J.-P., Bouillet J.-P. and Ranger J., 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. *Forest Ecology and Management* **128**, 181-196.
- Laclau J.-P., Bouillet J.-P., Ranger J., Joffre R., Gouma R. and Saya A., 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a *Eucalyptus* hybrid. *Annals of Botany* **88**, 1079-1092.
- Laclau J.-P., Ranger J., Bouillet J.-P., Nzila J.d.D. and Deleporte P., 2003. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 1. Chemical composition of rainfall, throughfall and stemflow solutions. *Forest Ecology and Management* **176**, 105-119.
- Laclau J. P., Toutain F., Thongo-M'Bou A., Arnaud M., Joffre R. and Ranger J., 2004. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in congolese *Eucalyptus* plantations. *Annals of Botany* **93**, 249-261
- Laclau J.-P., Levillain J., Deleporte P., Nzila J.d.D., Bouillet J.-P., Saint André L., Versini A., Mareschal L., Nouvellon Y., Thongo-M'Bou A. and Ranger J., 2010a. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sandy tropical soil. *Forest Ecology and Management* **260**, 2148-2159.
- Laclau J.-P., Ranger J., De Moraes Gonçalves J.L., Maquère V., Krusche A.V., Thongo-M'Bou A., Nouvellon Y., Saint-André L., Bouillet J.-P., De Cassia Piccolo M. and Deleporte P., 2010b. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations: main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management* **259**, 1771-1785.
- Lal R., 2004. Soil carbon sequestration impacts on global Climate change and food security. *Science* **304**, 1623-1627.
- Levillain J., Thongo-M'Bou A., Deleporte P., Saint-André L. and Jourdan C., 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in *Eucalyptus* forest plantations? *Annals of Botany* **108**, 221-230.
- Manzoni S., Trofymow J.A., Jackson R.B. and Porporato A., 2010. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs* **80**, 89-106.
- Mareschal L., Nzila J.d.D., Turpault M.P., Thongo-M'Bou A., Mazoumbou J.C., Bouillet J.P., Ranger J. and Laclau J.P., 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocenic deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma* **162**, 159-170.
- Marsden C., Nouvellon Y., Thongo-M'Bou A., Saint-André L., Jourdan C., Kinana A. and Epron D., 2008. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal *Eucalyptus* stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytologist* **177**, 676-687.

- Mathers N.J., Mendham D.S., O'Connell A.M., Grove T.S., Xu Z. and Saffigna P.G., 2003. How does residue management impact soil organic matter composition and quality under *Eucalyptus globulus* plantations in southwestern Australia? *Forest Ecology and Management* **179**, 253-267.
- Mendham D.S., O'Connell A.M., Grove T.S. and Rance S.J., 2003. Residue management effects on soil carbon and nutrient contents and growth of second rotation eucalypts. *Forest Ecology and Management* **181**, 357-372.
- Mendham D.S., Sankaran K.V., O'Connell A.M. and Grove T.S., 2002. *Eucalyptus globulus* harvest residue management effects on soil carbon and microbial biomass at 1 and 5 years after plantation establishment. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1903-1912.
- Nambiar E.K.S., 2008. Introduction: sustained productivity of plantation forests in the tropics: a decade of research partnership. In: (Ed.), Nambiar, E.K.S. (Ed.), Site Management and productivity in tropical plantation forests. Proceedings of workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 1-3.
- Ngao J., Epron D., Brechet C. and Granier A., 2005. Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO₂ efflux in a beech forest using ¹³C-depleted litter. *Global Change Biology* **11**, 1768-1776.
- Nottingham A., Turner B., Chamberlain P., Stott A. and Tanner E., 2009. Priming and microbial nutrient limitation in lowland tropical forest soils of contrasting fertility. *Biogeochemistry*, 1-19.
- Nouvellon Y., Epron D., Kinana A., Hamel O., Mabilia A., D'Annunzio R., Deleporte P., Saint-André L., Marsden C., Rouspard O., Bouillet J.-P. and Laclau J.-P., 2008. Soil CO₂ effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: comparison of two site preparation treatments. *Forest Ecology and Management* **255**, 1926-1936.
- Nouvellon Y., Epron D., Marsden C., Kinana A., Le Maire G., Deleporte P., Saint André L., Bouillet J.-P. and Laclau J.-P., 2012a. Age-related changes in litter inputs explain annual trends in soil CO₂ effluxes over a full *Eucalyptus* rotation after afforestation of a tropical savannah. *Biogeochemistry*, doi: 10.1007/s10533-011-9685-9
- Nouvellon Y., Laclau J.P., Epron D., Le Maire G., Bonnefond J.M., Gonçalves J.L.M. and Bouillet, J.P., 2012b. Carbon allocations in monospecific and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in South-Eastern Brazil. *Tree Physiology* **32**, 680-695.
- Paul K.I., Polglase P.J. and Richards G.P., 2003. Predicted change in soil carbon following afforestation or reforestation, and analysis of controlling factors by linking a C accounting model (CAMFor) to models of forest growth (3PG), litter decomposition (GENDEC) and soil C turnover (RothC). *Forest Ecology and Management* **177**, 485-501.
- Poirier N., Derenne S., Balesdent J., Rouzaud J.-N., Mariotti A. and Largeau C., 2002. Abundance and composition of the refractory organic fraction of an ancient, tropical soil (Pointe Noire, Congo). *Organic Geochemistry* **33**, 383-391.
- Powers R.F., Andrew Scott D., Sanchez F.G., Voldseth R.A., Page-Dumroese D., Elioff J.D. and Stone D.M., 2005. The North American long-term soil productivity experiment: findings from the first decade of research. *Forest Ecology and Management* **220**, 31-50.

- Raich J.W. and Schlesinger W.H., 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* **44**, 81-99.
- Rasmussen C., Southard R.J. and Horwath W.R., 2008. Litter type and soil minerals control temperate forest soil carbon response to climate change. *Global Change Biology* **14**, 2064-2080.
- Ryan M.G., Stape J.L., Binkley D., Fonseca S., Loos R.A., Takahashi E.N., Silva C.R., Silva S.R., Hakamada R.E., Ferreira J.M., Lima A.M.N., Gava J.L., Leite F.P., Andrade H.B., Alves J.M. and Silva G.G.C., 2010. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management* **259**, 1695-1703.
- Saint-André L., Laclau J.-P., Deleporte P., Gava P., Gonçalves J., Nzila J.d.D., Smith C., Du Toit B., Xu D., Sankaran K., Marien J., Nouvellon Y., Bouillet J.-P. and Ranger J., 2008. Slash and litter management effects on *Eucalyptus* productivity: a synthesis using a growth and yield modelling approach. In: Nambiar, E.K.S., Ranger, J., Tiarks, A., Toma, T. (Eds.), Site management and productivity in tropical plantation forests. Proceedings of workshop in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 173-190.
- Saint-André L., Thongo-M'Bou A., Mabilia A., Mouvondy W., Jourdan C., Roupsard O., Deleporte P., Hamel O. and Nouvellon Y., 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* **205**, 199-214.
- Sayer E.J., 2006. Using experimental manipulations to access the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* **81**, 1-31.
- Sayer E.J., Heard M.S., Grant H.K., Marthews T.R. and Tanner E.V.J., 2011. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climatic Change* **1**, 304-307.
- Sayer E.J., Powers J.S. and Tanner E.V.J., 2007. Increased litterfall in tropical forests boosts the transfer of soil CO₂ to the atmosphere. *PloS One* **2**, e1299.
- Schwartz D., Mariotti A., Trouvé C., Van Den Borg K. and Guillet B., 1992. Etude des profils isotopiques ¹³C et ¹⁴C d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique de la matière organique et l'histoire de la végétation. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences* **315**, 1411-1417.
- Schwartz D. and Namri M., 2002. Mapping the total organic carbon in the soils of the Congo. *Global Planetary Change* **33**, 77-93.
- Subke J.-A., Inglima I. and Cotrufo F.M., 2006. Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: a metaanalytical review. *Global Change Biology* **12**, 921-943.
- Sulzman E.W., Brant J.B., Bowden R.D. and Lajtha K., 2005. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry* **73**, 231-256.
- Thongo-M'Bou A., Saint-André L., De Grandcourt A., Nouvellon Y., Jourdan C., Mialoundama F. and Epron D., 2010. Growth and maintenance respiration of roots of clonal *Eucalyptus* cuttings: scaling to stand-level. *Plant Soil* **332**, 41-53.
- Vasconcelos S., Zarin D.J., Capanu M., Litell R., Davidson E.A., Ishida F.Y., Santos E.B., Araujo M.M., Aragão D.V., Rangel-Vasconcelos L.G.T., De Assis Oliveira F., McDowell W.H. and De Carvalho C.J.R., 2004. Moisture and substrate availability constrain soil trace gas fluxes in an eastern Amazonian regrowth forest. *Global Biogeochemistry Cy.* **18**, GB2009, doi:10.1029/2003GB002210.

- Wang Y., Wang H., Ma Z., Wen X., Li Q., Liu Y., Sun X. and Yu G., 2009. Contribution of aboveground litter decomposition to soil respiration in a subtropical coniferous plantation in southern China. *Asiapacific Journal of Atmospheric Science* **45**, 137-147.
- Yang Y.-S., Chen G.-S., Guo J.-F., Xie J.-S. and Wang X.-G., 2007. Soil respiration and carbon balance in a subtropical native forest and two managed plantations. *Plant Ecology* **193**, 71-84.
- Zech W., Senesi N., Guggenberger G., Kaiser K., Lehmann J., Miano T.M., Miltner A. and Schroth G., 1997. Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics. *Geoderma* **79**, 117-161.
- Zimmermann M., Meir P., Bird M., Malhi Y. and Cahuana A., 2009. Litter contribution to diurnal and annual soil respiration in a tropical montane cloud forest. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 1338-1340.

Effect of the manipulation of aboveground litter on C and N soil cycles in Congolese *Eucalyptus* plantations

Abstract

In the last decades, fast-growing plantations have emerged as an important option to supply a growing share of the increasing demand for woody forest products and as an alternative to reduce the pressure on tropical rainforests. A major stake is nowadays to ensure the sustainability of these plantations often established on poor soils with large amounts of biomass exported every 6-7 years. Aboveground litters may play a crucial role on the mineral and the organic soil fertility which drive short- and long-term productivity in these tropical ecosystems.

The main objective of our study was to identify the mechanisms involved in the *Eucalyptus* growth response to aboveground litter removal or addition over the two first years after planting. Apart from measurements of tree growth, the dynamic of nitrogen (N) mineralization in decomposing harvest residues has been studied in several experiments. Nutrient fluxes in soil solutions were compared to nutrient stocks initially contained in ecosystem compartments and to nutrient content within trees at age two years. A complete recovery budget of ^{15}N brought within residues at the harvest was made at the stand scale. The long-term impact of aboveground litter manipulations on soil OM stocks was also assessed. Standard soil analyses (C&N) as well as a complete partitioning of soil CO_2 efflux were carried out. The qualitative and quantitative dynamics of dissolved OM received special attention.

The results show that the rapid release of potassium and the more progressive release of N contained in aboveground litter largely explain tree growth differences observed among OM management treatments. *Eucalyptus* tree considerably benefit from the nutrient released throughout litter decomposition since losses by deep drainage were very low as a consequence of soil depth and of the very fast development of roots both in the deep soil layers and in the organic layer. Our study also highlighted the large contribution of the topsoil OM (0-15 cm) for the production of nitrate and dissolved OM in gravitational soil solutions. The use of ^{15}N labelling demonstrated that N is initially retained within the organic layer probably by microbial immobilization; transferred in simultaneous and balanced ways between organic residues components (leaves, barks and branches); and finally transported in particulate OM toward the mineral topsoil layer by gravitational water, supplying thus the soil OM pool on which the soil fertility relies. The retention of aboveground litter contributed to maintain soil OM stocks after the clear-cutting while its removal led to an initial decrease in soil OM stocks at the beginning of the rotation, which seemed to be balanced thereafter by litterfall inputs. The addition of litter led to an increase in dissolved OM fluxes in the first 15 centimeters of the soil profile which remained insignificant in comparison with soil OM stocks and exhibited low interactions with soil OM. Despite the rapid recovery of the soil OM pool, some nutrients might limit the productivity of these plantations after several rotations, as a result of repeated biomass exportation. Consequently, the retention of organic residues at the harvest should be optimized and the exportation of woody biomass must be compensated by fertiliser addition, burning of organic residues must be prohibited and wild fires prevented.

Key words Litter, *Eucalyptus* plantation, tropical soils, Congo, organic matter, carbon, nitrogen, nutrients, isotopic labelling ^{15}N , decomposition, mineralization, solutions

Résumé

Ces dernières décennies, les plantations à croissance rapide sont apparues comme un moyen de répondre à la demande croissante en produits forestiers ligneux et comme une alternative à l'exploitation des forêts naturelles en zone tropicale. Un enjeu majeur est aujourd'hui de garantir la durabilité de ces plantations souvent installées sur sols pauvres et avec de fortes exportations de biomasse tous les 6-7 ans. Les litières présentes à la surface des sols peuvent jouer un rôle crucial sur la fertilité minérale et organique des sols qui conditionnent la productivité à court et long terme de ces écosystèmes tropicaux.

L'objectif principal de ce travail était de comprendre par quels mécanismes le retrait complet ou l'ajout de litières aériennes influencent le développement de plantations d'*Eucalyptus* au cours des deux premières années. En parallèle de mesures de croissance des arbres, la dynamique de minéralisation d'azote (N) au cours de la décomposition des rémanents a fait l'objet de plusieurs expérimentations. Les flux de nutriments en solution ont été comparés aux stocks initiaux dans les différents compartiments de l'écosystème et à la minéralomasse des arbres à la fin de l'étude. Un bilan de recouvrement de ^{15}N apporté sous forme de rémanents lors de la plantation a été réalisé à l'échelle de la plantation.

L'impact à plus long-terme de la manipulation des litières aériennes sur les stocks de MO du sol a également été évalué. Des analyses de sol (C&N) ainsi qu'un partitionnement complet des sources de CO_2 émis à la surface du sol ont été effectués. La dynamique quantitative et qualitative des flux de MO dissoutes a également fait l'objet d'une attention particulière.

Les résultats montrent que la libération rapide du potassium et celle plus progressive du N contenu dans les litières aériennes expliquent en grande partie les différences de croissance observées entre différents modes de gestion des litières aériennes. Les *Eucalyptus* tirent pleinement profit de ces nutriments libérés avec des pertes par drainage très faibles en raison de la profondeur de ces sols et d'un développement racinaire très rapide à la fois en profondeur et au sein même de l'horizon holorganique. Cette étude a également permis de mettre en évidence le rôle fondamental de la MO de l'horizon 0-15 cm pour la production de nitrates et de MO dissoute. L'utilisation du traceur ^{15}N a montré que N est initialement retenu au sein de l'horizon holorganique probablement par immobilisation microbienne ; transféré de façon simultanée et équilibrée entre les différentes composantes de la litière (feuilles, écorces, branches); puis probablement transportée sous forme de MO particulaire dans l'horizon superficiel du sol par les eaux gravitaires, alimentant ainsi le pool de MO dont dépend la fertilité de ces sols. La présence de litière aérienne permet de maintenir les stocks de MO du sol après la coupe rase alors que son retrait entraîne une baisse des stocks de MO du sol en début de rotation mais qui semble être compensée par la suite par des apports de chutes de litière. L'apport de litière aérienne entraîne une augmentation de la MO dissoute dans les 15 premiers cm du sol qui reste négligeable face aux stocks de MO de ces sols et qui interagit peu avec cette dernière. Malgré la reconstitution rapide du pool de MO du sol, certains nutriments pourraient limiter la productivité de ces plantations après plusieurs rotations suite à l'exportation répétée de biomasse. En conséquence, la rétention des rémanents doit être optimisée et l'exportation de biomasse ligneuse compensée par l'apport de fertilisants, la pratique du brûlage doit être prohibée et les feux sauvages évités.

Mots clés Litière, plantation d'*Eucalyptus*, sols tropicaux, Congo, matière organique, carbone, azote, nutriments, marquage isotopique ^{15}N , décomposition, minéralisation, solutions